

VISIT...

LANZAROTE
Caliente.COM

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬ ГРИБОВ РОССИИ

КЛАСС
OOMYCETES

Вып. 1

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
НАУЧНЫЙ СОВЕТ ПО ПРОБЛЕМЕ
„РАСТИТЕЛЬНЫЙ МИР: ИЗУЧЕНИЕ, ОХРАНА
И РАЦИОНАЛЬНОЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ”
БОТАНИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ ИМ. В.Л. КОМАРОВА



ACADEMIA SCIENTIARUM ROSSICA
CONSILIUM SCIENTIFICUM
„REGNUM VEGETABILE: EXAMINATIO, PROTECTIO AC
USUS RATIONALIS”
INSTITUTUM BOTANICUM NOMINE V.L. KOMAROVII

DEFINITORIUM FUNGORUM ROSSIAE

CLASSIS OOMYCETES

Fasc. 1

K. A. PYSTINA

**ORDINES SAPROLEGNIALES,
LEPTOMITALES, LAGENIDIALES**

Redactor responsabilis

V. A. MELNIK



PETROPOLI

„NAUKA”

MCMXCIV

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬ ГРИБОВ РОССИИ

КЛАСС ООМИЦЕТЫ

Вып. 1

К. А. ПЫСТИНА

**ПОРЯДКИ САПРОЛЕГНИЕВЫЕ,
ЛЕПТОМИТОВЫЕ, ЛАГЕНИДИЕВЫЕ**

**Ответственный редактор
В. А. МЕЛЬНИК**



САНКТ-ПЕТЕРБУРГ

„НАУКА”

1994

ББК 28.59

П 95

УДК 582:001.4:281.1(47+57)

Пыстина К.А. Порядки Сапролегниевые, Лептомитовые, Лагенидиевые. — СПб.: Наука, 1994. — 186 с. — (Определитель грибов России. Класс Оомицеты; вып. 1).

Выпуск включает 120 видов и внутривидовых таксонов оомицетов, относящихся к порядкам *Saprolegniales*, *Leptomitales*, *Lagenidiales* и обнаруженных на территории бывшего СССР. Кроме таблиц для идентификации порядков, семейств, родов и видов этой группы организмов приведены данные по морфологии, биологии и экологии, а также сведения о местах обнаружения изолятов отдельных видов. Для целого ряда видов дается литература с указанием, какие вопросы биологии, физиологии, ультраструктуры и др. в ней освещены. Описания большинства видов сопровождаются иллюстративным материалом.

Библиогр. 309 назв. Ил. 4 + 36 табл.

Рецензенты:

М. А. БОНДАРЦЕВА, Н. С. НОВОТЕЛЬНОВА

Председатель редакционной коллегии серии

чл.-кор. РАН М. В. ГОРЛЕНКО

П $\frac{1906000000-570}{042(02)-94}$ 349-93, II полугодие

ISBN 5-02-026721-X (вып.1)

ISBN 5-02-026625-6

© К. А. Пыстина, 1994

© Российская академия наук, 1994

ПРЕДИСЛОВИЕ

Выпуск „Определителя грибов России” посвящен группе оомицетов, входящих в порядки *Saprolegniales*, *Leptomitales*, *Lagenidiales*. Их изучение представляет большой интерес как с практической, так и с научной точки зрения. Виды указанных порядков обитают в почве и водной среде как свободноживущие организмы и как паразиты водорослей, высших растений, грибов, простейших, насекомых, ракообразных, земноводных, рыб и их икры. Они играют важную роль в биоконверсии субстратов растительного и животного происхождения. Своеобразие оомицетов составляют признаки, характерные для грибов, водорослей, простейших и даже сосудистых растений. Определение их места в системе органического мира, их филогенетические связи — интереснейшие вопросы современной науки. Часть оомицетов, относящихся к порядку *Peronosporales* и представленных главным образом паразитами высших растений, изучена хорошо, для их определения имеется большая справочная литература. Что же касается представителей порядков *Saprolegniales*, *Leptomitales*, *Lagenidiales*, то, несмотря на широкое распространение в природе, изучены они недостаточно, особенно на территории бывшего СССР. Это объясняется, с одной стороны, трудностями их поиска и выделения (требуются специальные методики), а с другой — отсутствием хорошей справочной литературы.

В предлагаемой работе даны ключи для определения и развернутые диагнозы 3 порядков, 9 семейств, 20 родов, более 120 видов и внутривидовых таксонов, обнаруженных на территории бывшего СССР. Описания большего числа видов основаны на материалах собственных сборов (Пыстина, 1982а, 1982б, 1983, 1988, 1989, 1990, 1993), учитывают пластичность этих организмов и связанную с ней вариабельность некоторых таксономических признаков. Для видов, не обнаруженных пока на описанной территории, но имеющих важное значение для систематики рода или семейства, приводятся краткие сведения о месте их первоначального обнаружения, организме-хозяине или экологической нише. Почти для всех видов дается иллюстративный материал.

Работа над этим выпуском, который является продолжением серийного издания „Определитель грибов СССР”, велась в течение 1981—1989 гг. Сбор материала проводился в различных регионах бывшего СССР. Многие из видов, ранее неизвестных на территории Советского Союза, были нами обнаружены в Прибалтике, Закавказье и Средней Азии. Учитывая почти полное отсутствие справочной литературы по этим грибам на указанной территории, считаем необходимым включение в этот выпуск всех видов, зарегистрированных в пределах бывшего

СССР. Распространение отдельных видов даем по следующей схеме: местонахождение в России, в бывших республиках СССР, в зарубежных странах.

Данный выпуск „Определителя” является тем необходимым пособием, которое будет способствовать развитию исследований группы оомицетов.

СОКРАЩЕНИЯ ГЕОГРАФИЧЕСКИХ НАЗВАНИЙ, ПРИНЯТЫХ ПРИ УКАЗАНИИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ВИДОВ

Европейская часть (Европ.ч.)

Астрах. — Астраханская обл.
Волгоград. — Волгоградская обл.
Краснодар. — Краснодарский край
Лен. — Ленинградская обл.
Псков. — Псковская обл.
Смол. — Смоленская обл.
Твер. — Тверская обл.

Западная Сибирь (Зап.Сибирь)

Алт. — Алтай

Дальний Восток (Дальн.Восток)

Примор. — Приморский край

Средняя Азия (Ср.Азия)

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ ФАМИЛИЙ АВТОРОВ, УКАЗАННЫХ ПРИ ТАКСОНАХ

d By. — de Bary An.
Dissm. — Dissmann E.
Drechs. — Drechsler Ch.
Gruith. — Gruithuisen F.R.
Hildebr. — Hildebrand F.H.G.
Pringsh. — Pringsheim N.
Schroet. — Schroeter J.

ОБЪЕМ И ТАКСОНОМИЯ ПОРЯДКОВ *SAPROLEGNIALES, LEPTOMITALES, LAGENIDIALES*

Оомицеты — своеобразная группа организмов, которые обладают особенностями, присущими грибам, а также значительно отличаются от последних. Наличие целлюлозы в клеточной стенке оомицетов, накопление крахмала в качестве запасного продукта, присутствие в их онтогенезе подвижной стадии — зооспор, сходство в строении зооспор, гаметангиальный мейоз — все это сближает их с водорослями. Ряд признаков, характерных для оомицетов, присущ представителям класса *Hyphochytriomycetes*: строение крист митохондрий, тип организации ферментов синтеза триптофана, молекулярная масса рибосомной РНК, наличие целлюлозы в клеточной стенке. Отдельные признаки встречаются у хитридиевых грибов: например, центрическое деление ядер при митозе. У нескольких видов *Zygomycetes* и *Chytridiomycetes* встречается найденный у оомицетов очень редкий фермент глюкоза, легко разлагающий молочную кислоту. На близость к *Eumycota* может указывать обнаруженный в клеточной стенке некоторых оомицетов (сем. *Leptomitaceae*) хитин. В связи со всеми вышеперечисленными особенностями оомицетов их положение в системе органического мира до сих пор не ясно. Одни исследователи сближают их с водорослями (Jeffrey, 1971; Leedale, 1974; Taylor, 1978), выделяют в особую группу Algenpilze, относящуюся к *Chrysophyta* (Kreisel, 1969), или класс *Oophyceae* в отделе *Vaucheriophyta* (Зерова, Паламарь-Мордвинцева, 1981). Оомицеты рассматривают в подотделе *Mastigomycotina* отдела *Eumycota* вместе с хитридиевыми и гифохитриевыми (Ainsworth et al., 1973); в царстве *Protoctista* вместе с амебами, водорослями, инфузориями, миксомицетами (Margulis, 1974); в отделе *Pantenomycota* вместе с гифохитриевыми (Olive, 1975), в подотделе *Phycomycota* царства *Chromophyta* вместе с гифохитриевыми и лабиринтуловыми (Cavalier-Smith, 1981); в подцарстве *Chromobionta* царства растений *Phycobiota* (Jeffrey, 1982) и т.д. В настоящее время, пока не накоплено достаточно разнообразных знаний о большем количестве видов из всех семейств оомицетов, а также других жгутиконосцев, вероятно, следует рассматривать эту группу организмов среди грибов, учитывая предложение (Edwards, 1976) о существовании второй самостоятельной ветви развития — Fungi-II.

Порядки *Saprolegniales*, *Leptomiales* и *Lagenidiales* относятся к классу *Oomycetes* (сюда же входит порядок *Peronosporales*).

Порядок *Saprolegniales* состоит из 4 семейств: *Saprolegniaceae* Kützing, *Ectrogellaceae* Sparrow ex Cejr, *Leptolegniellaceae* Dick, *Haliphthoraceae* Vishniac (Dick, 1973).

Самым крупным, насчитывающим около 150 видов, является семейство *Saprolegniaceae*. Его роды характеризуются наибольшей среди этого порядка морфолого-анатомической и биологической общностью. Первыми были описаны роды *Saprolegnia* и *Achlya* (Nees, 1823), наиболее изученные в настоящее время. В разные годы, главным образом в конце прошлого и начале этого века, в обоих родах было описано более чем по 100 видов и внутривидовых таксонов. При монографических обработках *Achlya* (Johnson, 1956; Cejr, 1959; Милько, 1985) и *Saprolegnia* (Cejr, 1959; Seymour, 1970; Милько, 1982) часть оомицетов была отнесена к уже известным видам этих родов, часть осталась в числе сомнительных, так как многие были представлены единичной находкой, а нечеткость описания и отсутствие фактического материала сделали невозможным анализ этих видов. В настоящее время род *Achlya* насчитывает немногим более 40 видов, а *Saprolegnia* — около 20. Еще одним крупным родом в этом семействе является *Aphanomyces* d By. (1860). В монографии по этому роду (Scott, 1961) приводится 25 видов. 13 видов принадлежат к роду *Brevilegnia* Coker et Couch (1927). Остальные роды этого семейства представлены 2—6 видами. Это *Dictyuchus* Leitgeb (1888), *Leptolegnia* d By. (1888), *Pythiopsis* d By. (1888), *Thraustotheca* Humphrey (1892), *Sommers-
torffia* Arnaudov (1923), *Geolegnia* Coker (1925), *Plectospira* Drechs. (1927), *Calyptralegnia* Coker (1927), *Aplanopsis* Hohnk (1952), *Couchia* Martin (1981).

Кроме вышеперечисленных родов в сем. *Saprolegniaceae* были описаны роды *Protoachlya* Coker (1923), *Isoachlya* Kauffman (1921), *Cladolegnia* Johannes (1955), *Scoliolegnia* Dick (1969). В них вошла часть видов из родов *Achlya*, *Saprolegnia*, *Dictyuchus*, *Pythiopsis*. Главными признаками, на основании которых выделялись эти роды, были способы формирования и прорастания зооспорангиев. Например, род *Protoachlya* характеризовался зооспорангиями, возникающими в базипетальной последовательности (как *Achlya*), способными к внутренней пролиферации (как *Saprolegnia*) и имеющими боковые выводные отверстия. Выделение новых родов признается не всеми микологами, так как эти признаки нестабильны. В „Определителе” виды рассматриваются без учета родов *Isoachlya*, *Protoachlya*, *Cladolegnia* и *Scoliolegnia*, а в пределах тех родов, в которых они описаны первоначально или в которые перенесены позже, в основном среди *Saprolegnia* и *Achlya*.

Сем. *Ectrogellaceae* содержит немногим более 10 видов, относящихся к 4 родам: *Ectrogella* Zopf (1884), *Eurychasma* Magnus (1905), *Pythiella* Couch (1905), *Eurychasmidium* Sparrow (1936).

Сем. *Leptolegniellaceae* объединяет около 15 видов, относящихся к 4 родам: *Aphanomycopsis* Scherffel (1925), *Aphanodictyon* Huneycutt ex Dick (1948), *Leptolegniella* Huneycutt (1952), *Brevilegniella* Dick (1961).

Сем. *Haliphthoraceae* совсем маленькое — 3 вида, относящихся к 2 родам: *Atkinsiella* Vishniac (1958) и *Haliphthoros* Vishniac (1958).

Кроме вышеперечисленных родов в литературе встречаются описания еще нескольких, которые предположительно могут относиться к

порядку *Saprolegniales*, но более точное их систематическое положение в этом порядке установить не удастся. Это роды *Synchaetophagus* Arstein (1911), *Jaraia* Nemeč (1912), *Hamidia* Chaudhuri (1942). Было предложение выделить род *Jaraia* в самостоятельное подсемейство *Jaraioideae* Cejr (1957) в сем. *Saprolegniaceae*.

Порядок *Leptomitales* включает 2 семейства: *Leptomitaceae* Kützing и *Rhipidiaceae* Sparrow. В сем. *Leptomitaceae* входят род *Apodachlya* Pringsh. (1883) с 5 видами и 2 монотипных рода: *Leptomitus* Agardh (1824), *Apodachlyella* Indoh (1939). В сем. *Rhipidiaceae* входит 5 родов: *Rhipidium* Cornu (1871) с 4 видами, *Sapromyces* Fritsch (1893) с 3 видами, *Araiospora* Thaxter (1896) с 4 видами, *Mindeniella* Kanouse (1927) с 2 видами и монотипный род *Aqualinderella* Emerson et Weston (1967).

Порядок *Lagenidiales* включает 3 семейства: *Lagenidiaceae* Schroet., *Olpidiopsidaceae* Sparrow, *Sirolpidiaceae* Petersen. В сем. *Lagenidiaceae* 3 рода. Самый большой — *Lagenidium* Schenk (1857), охватывающий около 20 видов, *Myzocyttium* Schenk (1858) — около 10 видов и монотипные роды *Lagena* Vanterpool et Ledingham (1930) и *Lagenidicopsis* Artemchuk (1972). Сем. *Olpidiopsidaceae* включает 4 рода: *Olpidiopsis* Cornu (1882) — самый многочисленный, охватывающий более 45 видов, *Pseudosphaerita* Dangeard (1895) с 2 видами, *Petersenia* Sparrow (1934) с 7 видами, *Rozellopsis* Karling ex Cejr (1959) с 4 видами.

Сем. *Sirolpidiaceae* включает 3 рода: монотипные *Pontisma* Petersen (1905) и *Lagenisma* Drebes (1968), а также *Sirolpidium* Petersen (1905) с 2 видами.

Среди оомицетов встречаются описания нескольких родов, положение которых среди этих организмов неконкретно или вообще сомнительно.

Так, описан новый монотипный род с видом *Crypticola clavulifera* Humber, Frances et Sweeney (Frances et al., 1989). Этот энтомопатоген выделен из личинок двукрылых во влажных лесах Австралии. Он считается представителем пор. *Lagenidiales*, но несет черты, свойственные сем. *Lagenidiaceae* и *Sirolpidiaceae*, к тому же отличается своеобразным образованием зооспорангиев.

Дрекслером (Drechsler, 1946) был описан род *Gonimochaete* с видом *G. horridula* Drechs. Позже были описаны виды *G. pyriforme* Barron (1973), *G. latitubus* Newell, Gefalu et J.W. Fell (1977), *G. lignicola* Barron (1985) — все они паразитируют на нематодах, обитающих в почве или морской литоральной зоне. Первоначально род был отнесен к сем. *Entomophthoraceae* из зигомицетов, так как у вида отсутствовала подвижная стадия — споры собирались у отверстия спорангия, а затем „рассыпались”; половую стадию не наблюдали. У описанных позже видов оогонии, антеридии и ооспоры оказались близки к таковым у рода *Myzocyttium*, и на основании этого род *Gonimochaete* был помещен в пор. *Lagenidiales* (Karling, 1981). В этом порядке его рассматривает и автор вида *G. lignicola* (Barron, 1985), хотя в „Словаре грибов” (Hawksworth et al., 1983) род помещен в *Entomophthoraceae*.

Не ясно и положение рода *Haptoglossa* Drechs. (1940). Этот нематофаговый паразит первоначально рассматривался в пор. *Saprolegniales*, затем в пор. *Lagenidiales* (Duddington, 1954) среди оомицетов, позже

среди зигомицетов в пор. *Entomophthorales* (Ainsworth, 1971). Описанный в 1973 г. вид *Haptoglossa zoospora* Davidson et Barron, имеющий в своем развитии двужгутиковые первичные зооспоры, указывает на вероятную принадлежность этих организмов все-таки к оомицетам.

Особое место занимает группа траустохитриевых организмов. Их выделяли как сем. *Thraustochytriaceae* в пор. *Saprolegniales* (Sparrow, 1943; Sejr, 1959; Dick, 1973), рассматривали в ранге пор. *Thraustochytriales* среди *Oomycetes* (Sparrow, 1960, 1973; Alderman et al., 1974). Сходство с оомицетами основывалось главным образом на макростроении зооспор, имеющих по 2 отличающихся друг от друга жгутика. Исследования ультраструктуры, биохимических и физиологических особенностей траустохитриевых указали на их близость к лабиринтуловым из миксомицетов (Perkins, 1974; Porter, 1972; Ulken et al., 1985). Организмы этих двух групп оказались настолько близки друг к другу и отличны от остальных, что появилось предложение объединить их в особую филогенетическую ветвь среди *Protista* (Margulis, 1974; Olive, 1975). Однако окончательно вопрос об их месте в системе низших организмов остается нерешенным. В настоящее время траустохитриевые насчитывают 7 родов (Chamberlain, Moss, 1988): *Thraustochytrium* Sparrow (1936) — 16 видов, *Schizochytrium* Goldstein et Belsky (1964) — 3 вида, *Ulkenia* Gaertner (1977) — 6 видов, *Labyrinthuloides* Perkins (1973) — 5 видов и монотипные роды *Japonochytrium* Kobayasi et Ookubo (1953), *Althornia* Jones et Alderman (1971), *Aplanochytrium* Bahnweg et Sparrow (1972). На территории бывшего СССР обнаружено несколько видов траустохитриевых организмов (Артемчук, 1981): *Thraustochytrium aggregatum* Ulken, *Th. arudimentale* Artemchuk, *Th. globosum* Kobayasi et Ookubo, *Th. visurgense* Ulken, *Schizochytrium aggregatum* Goldstein (в Белом и Черном морях).

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ *

Вегетативный таллом оомицетов может быть голокарпическим и эукарпическим. Голокарпия — стадия вегетативного роста, при которой протоплазма целиком утилизируется при образовании половых и бесполовых спор, после споруляции остается только оболочка секретирующей клетки. Имеется целый ряд вариантов от настоящей голокарпии (например, роды *Ectrogella*, *Olpidiopsis*) до настоящей эукарпии у большинства родов. Там, где вегетативный таллом более или менее мицелиальный (например, роды *Brevilegniella*, *Leptolegniella*,) определить голокарпию трудно. Поэтому у оомицетов отмечают тип строения таллома: нитевидный, разветвленный, несептированный (у сем. *Saprolegniaceae*); неправильно нитевидный, септированный (у сем. *Leptolegniellaceae*); неправильно нитевидный или лопастной (у сем. *Haliphthoraceae*); неправильно нитевидный с перетяжками-псевдосептами (у пор. *Leptomitales*)

* Словарь терминов в этом выпуске „Определителя” заменен развернутыми описаниями последних в данной главе.

и т.д. Вообще мицелий у оомицетов, как правило, несептированный. Настоящие перегородки могут появиться в очень старых культурах, при повреждении мицелия, при формировании покоящихся стадий или органов размножения, а также как реакция на некоторые особенности (ионный состав, критические температуры) окружающей среды. Толщина гиф разнообразна у отдельных родов и видов. Она может быть от 5—10 до 60—100 мкм. Вообще в группе сапролегниевых грибов известны самые толстые гифы. Так, для *Achlya oblongata* d By. var. *globosa* Humphrey указываются гифы в 270 мкм диам. (Monsma, 1973). У оомицетов отмечается наличие гемм и хламидоспор. Четкой разницы в характеристике этих структур нет. Применительно к пор. *Saprolegniales* пишут „геммы“, а к пор. *Peronosporales*—„хламидоспоры“. И те и другие представляют собой разнообразные по форме, окруженные утолщенной оболочкой образования на вегетативных гифах, отделяющиеся от последних перегородкой. Хламидоспоры прорастают вегетативными гифами, которые могут формировать на конце мелкий зооспорангий. Геммы способны прорасти точно так же, но, кроме этого, могут функционировать сами как зооспорангий или оогоний. Располагаются геммы и хламидоспоры поодиночке или в цепочке.

Бесполая стадия размножения представлена зооспорангиями, зооспорами, апланоспорами и спорангиями-конидиями. Последние характерны для некоторых видов родов *Pythium* Pringsh. и *Phytophthora* d By.: у них спорангий, оставаясь на конидиеносце или опадая, прорастает вегетативной гифой, т.е. ведет себя как конидия. Форма спорангия округлая, эллипсоидальная, яйцевидная, с сосочковидным выростом на апикальном конце. Различные типы формирования зооспорангиев представлены на рис. 1. Форма зооспорангиев очень разнообразна: нитевидная, мешковидная, веретеновидная, булабовидная, грушевидная, яйцевидная, шаровидная. Оболочка может быть гладкой и шиповатой, шипы различной формы и размера. Выводное отверстие в виде папиллы — сосковидного бугорка, трубки, апикальное или расположено сбоку, одиночное или множественное, снабженное крышечкой и т.д. В сем. *Saprolegniaceae* выделяют следующие типы зооспорообразования (рис. 2): сапролегниоидный — зооспоры формируются в зооспорангии и покидают его через апикальное отверстие; ахлиоидный — содержимое зооспорангия недифференцированной массой выходит через апикальное отверстие зооспорангия и здесь задерживается, а затем происходит уже вне зооспорангия формирование зооспор; диктиоидный — протоплазма дифференцируется в зооспорангии на отдельные ячейки, в каждой созревает зооспора, которая покидает зооспорангий через индивидуальное отверстие в его оболочке; апланоидный — зооспоры, сформировавшиеся в отдельных ячейках или просто в полости зооспорангия, не покидают его, а сразу прорастают сквозь его оболочку, минуя, таким образом, подвижную стадию; траустотекоидный — зооспоры формируются в зооспорангии и покидают его при разрушении оболочки последнего. В сем. *Pythiaceae* зооспорообразование идет следующим путем: из зрелого зооспорангия протоплазма через выводную трубку различной длины перетекает в формирующийся на ее конце пузырь (везикулу), где образуются зооспоры; после их созревания оболочка пузыря исчезает,

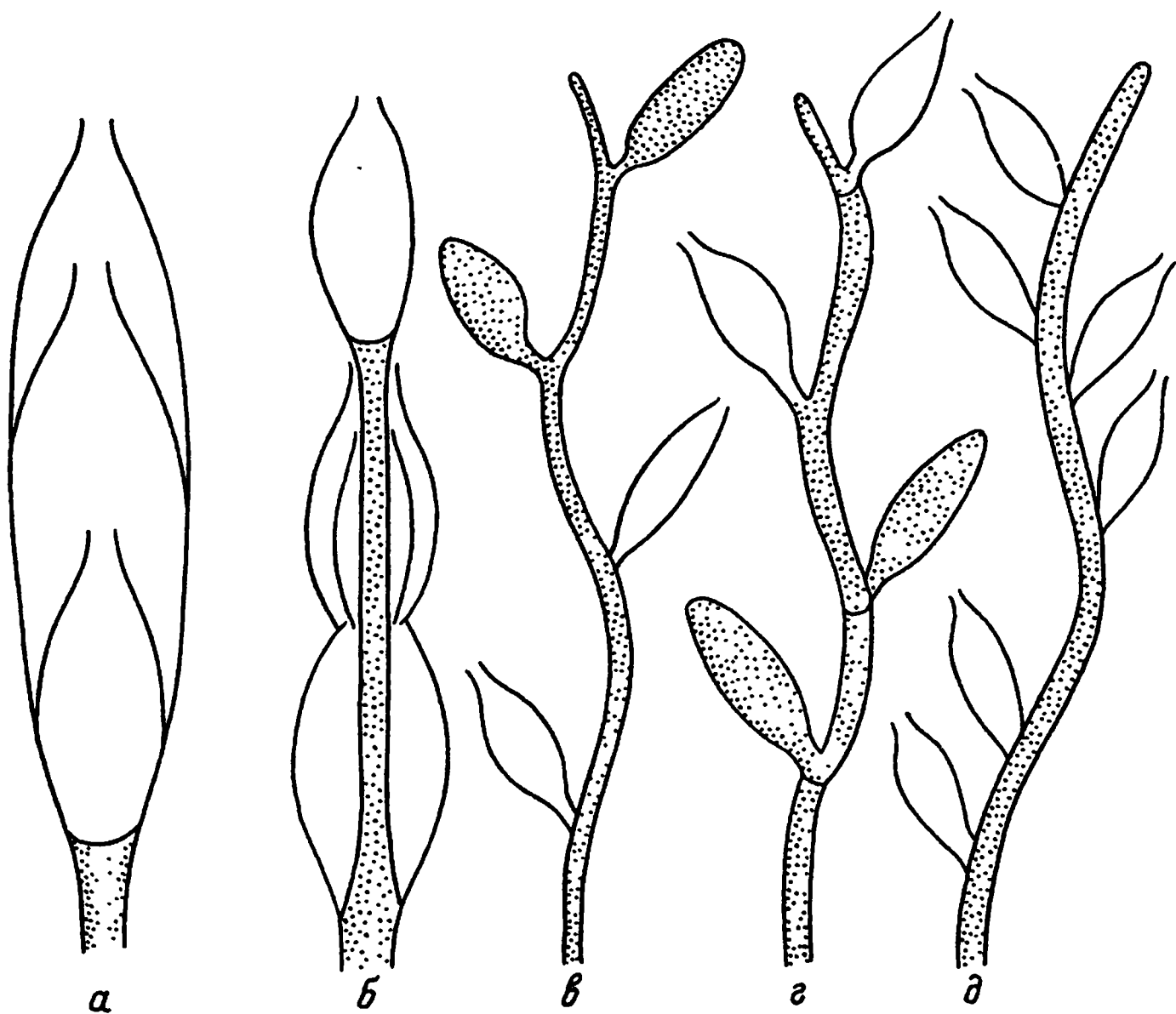


Рис. 1. Типы зооспорангиев: *а* — с внутренней пролиферацией; *б* — с последовательной пролиферацией; расположенные: *в* — симподиально; *г* — в базипетальной последовательности; *д* — цимозно.

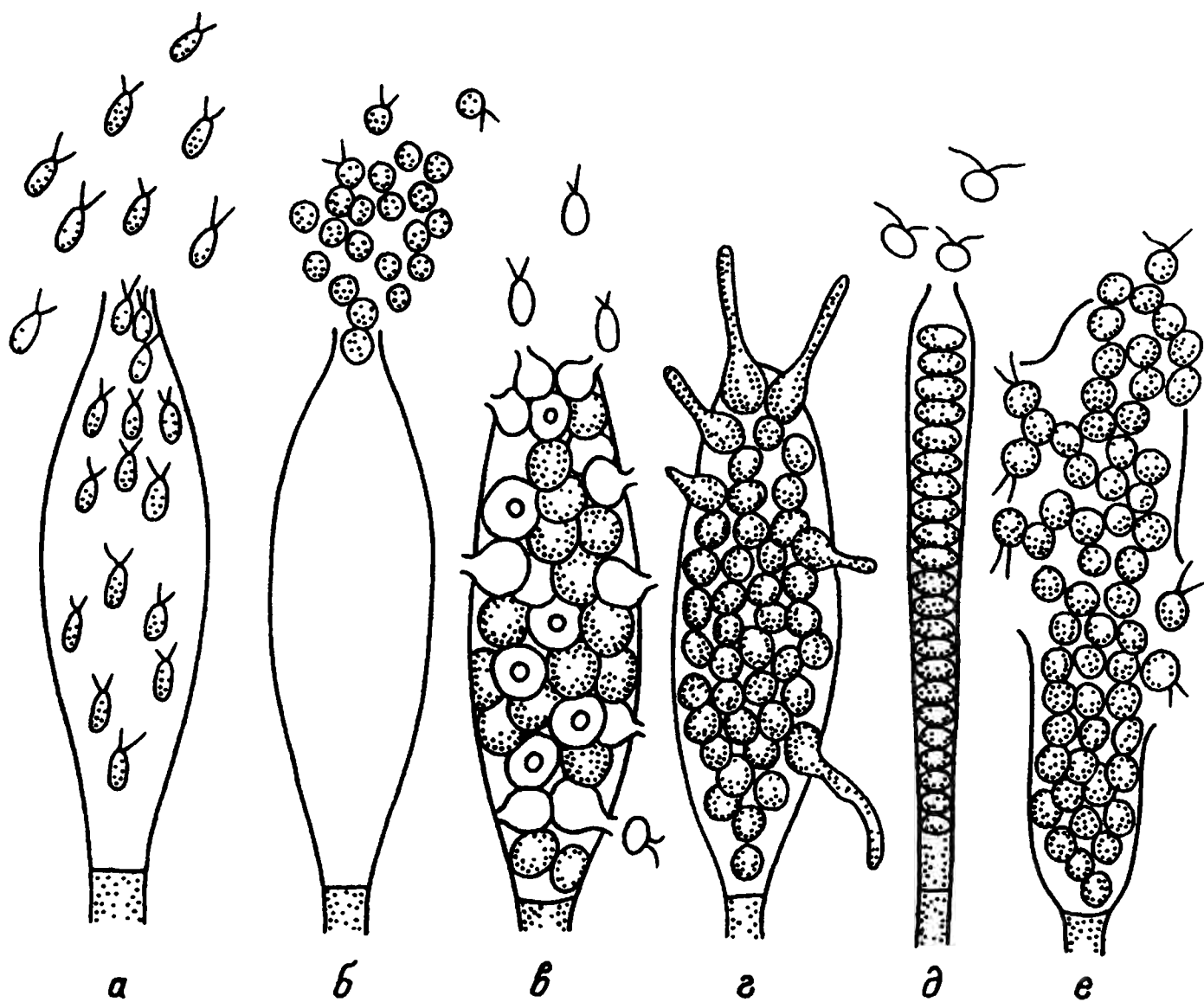


Рис. 2. Тип зооспорообразования: *а* — сапролегниоидный; *б* — ахлиоидный; *в* — диктиоидный; *г* — апланоидный; *д* — лептолегниоидный; *е* — траустотекоидный.

по-видимому растворяется. Такое зооспорообразование иногда встречается и у отдельных видов *Saprolegniaceae*.

Зооспоры у оомицетов двужгутиковые, двух типов. Первичные зооспоры округлой или грушевидной формы, с двумя прикрепленными апикально жгутиками. Оба жгутика почти равны по длине. Первичные зооспоры двигаются медленно и мало. Через 5—10 мин они перестают двигаться, округляются, жгутики исчезают (втягиваются внутрь?), оболочка уплотняется, и зооспора превращается в цисту. В таком состоянии она может находиться несколько часов. После периода покоя из цисты формируется вторичная зооспора. Ее форма напоминает боб, фасоль, она как бы с клювиком и боковой бороздкой, к которой прикреплены 2 жгутика. Один короткий, перистый, направлен вперед, второй — более длинный, гладкий (бичевидный). Вторичные зооспоры активно двигаются нередко в течение нескольких часов, затем они останавливаются, сбрасывают жгутики, оболочка уплотняется, и они инцистируются. Вторичные цисты могут прорасти вегетативной гифой или формировать снова вторичную зооспору. Таким образом, в пор. *Saprolegniales* различают несколько типов зооспор и их поведения: первичные и вторичные зооспоры отличаются по морфологии; мономорфные — в онтогенезе присутствуют зооспоры одного типа (первичные или вторичные); диморфные — в онтогенезе присутствуют и первичные, и вторичные зооспоры; монопланетические — вторичные зооспоры после инцистирования прорастают вегетативной гифой; ди- и полипланетические — вторичные зооспоры после инцистирования формируют снова вторичную зооспору, и этот процесс может повторяться. Строение зооспор и цист у разных представителей водных оомицетов довольно хорошо изучено на ультраструктурном уровне (Heath, Greenwood, 1970, 1971; Hoch, Mitchell, 1972; Bland, Amerson, 1973; Bortnick et al., 1985; Domnas et al., 1986; Hallet, Dick, 1986; Barr, Desaulniers, 1987; Gotelli, Hanson, 1987; Money et al., 1987, и др.). Однако знание тонкой структуры зооспор не объяснило значение диморфизма и дипланетизма в жизненном цикле оомицетов.

Половое воспроизводство у оомицетов — оогамия. Но есть исключения, например в сем. *Leptolegniellaceae*, в котором споры развиваются в отдельных сегментах мицелия, не образующих специальных гаметангиев. Кроме того, у многих внутриклеточных паразитов половое воспроизводство вообще не известно. У большинства водных оомицетов половая стадия представлена оогониями, антеридиями и ооспорами. Оогонии чаще шаровидной, овальной, грушевидной формы, терминальные или интеркалярные, нередко латеральные на ножке. Оболочка оогония гладкая, с сосочковидным апикальным выростом или шиповатая; шиповатость бывает с разнообразными выростами — буторчатыми, коническими, пальцевидными, с раздвоенной верхушкой. Особенно интересны поры в оболочке, отмечаемые только в сем. *Saprolegniaceae*. Природа и назначение пор не изучены. Одни исследователи (Johnson, 1956) считают, что это место, куда примыкает антеридий и через которое происходит оплодотворение, другие (Ziegler, 1948), что это места, через которые прорастают ростовые трубки из ооспоры.

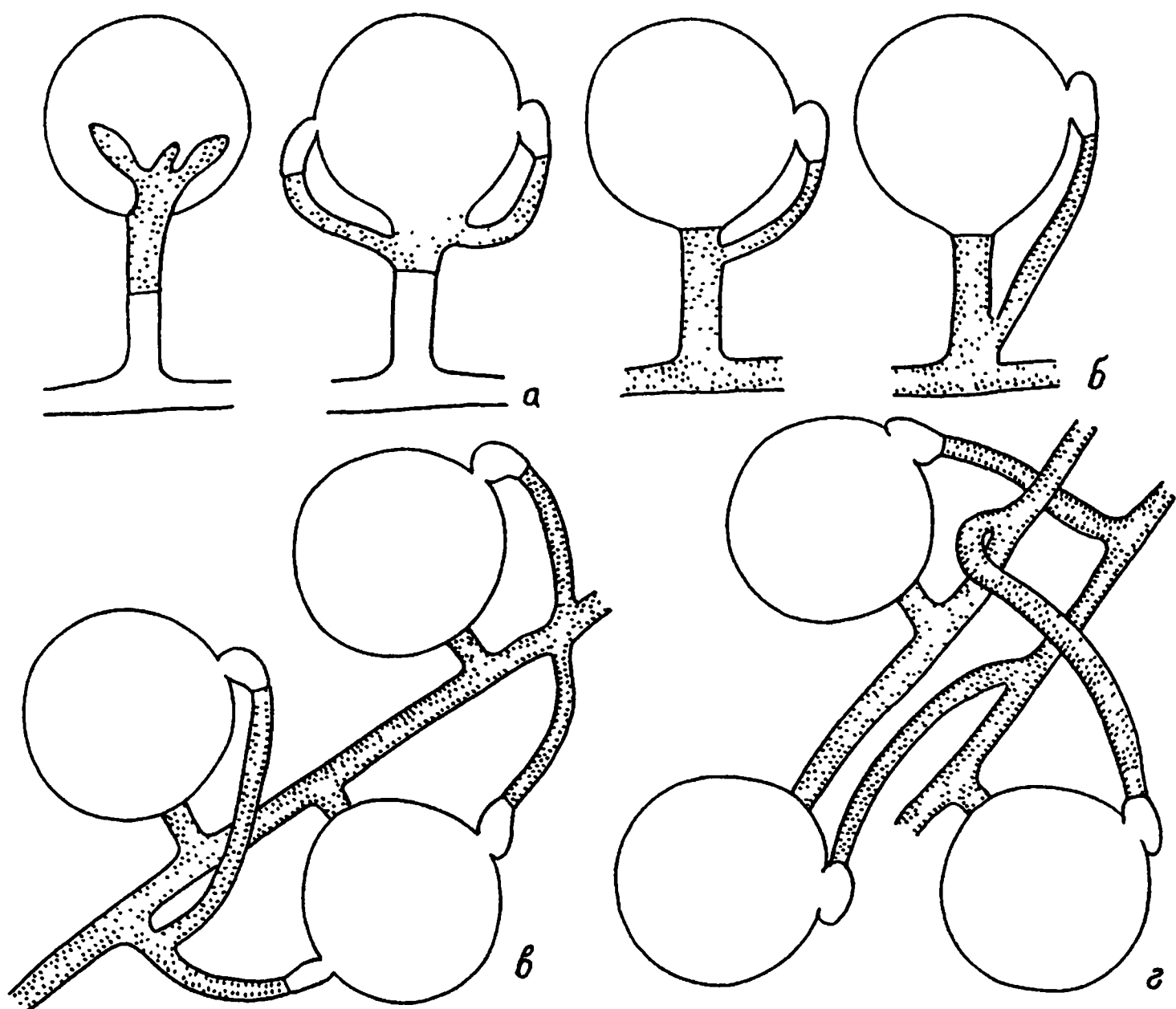


Рис. 3. Тип расположения антеридиев относительно оогониев: *а* — гипогинный; *б* — андрогинный; *в* — моноклиный; *г* — диклиный.

Антеридии бывают одиночные или примыкают к оогонию по несколько (до 20) штук. Антеридиальная клетка простая или разветвленная, нитевидная, трубковидная, сосисковидная, булавовидная, мешковидная, неправильной формы; соприкасаться с оогонием может верхушечной частью или боковой, как бы охватывая его. Большое значение при характеристике антеридия имеет его положение относительно оогония (рис. 3). Различают следующие типы расположения антеридия: гипогинный — формируется из части ножки оогония, субтерминальной по отношению к последнему; антеридиальная клетка может быть вздутая, мешковидная, разветвленная; антеридиальная ветвь не развивается, оплодотворяющая трубка проникает через базальную перегородку оогония; андрогинный — антеридиальная ветвь образуется на оогониальной, антеридиальная клетка булавовидная, трубковидная и оплодотворяющая трубка проникает в оогоний через его стенку; моноклиный — антеридиальная ветвь возникает на одной гифе с оогонием, возможно на оогониальной ножке или в непосредственной близости от нее; диклиный — антеридиальная ветвь и оогоний формируются на разных гифах мицелия.

После контакта между антеридием и оогонием начинает развиваться оплодотворяющая трубка (у некоторых видов она отсутствует). Иногда наблюдается взбухание оболочки оогония в месте контакта, что предполагает ферментативное размягчение или растворение оболочки. Мейоз

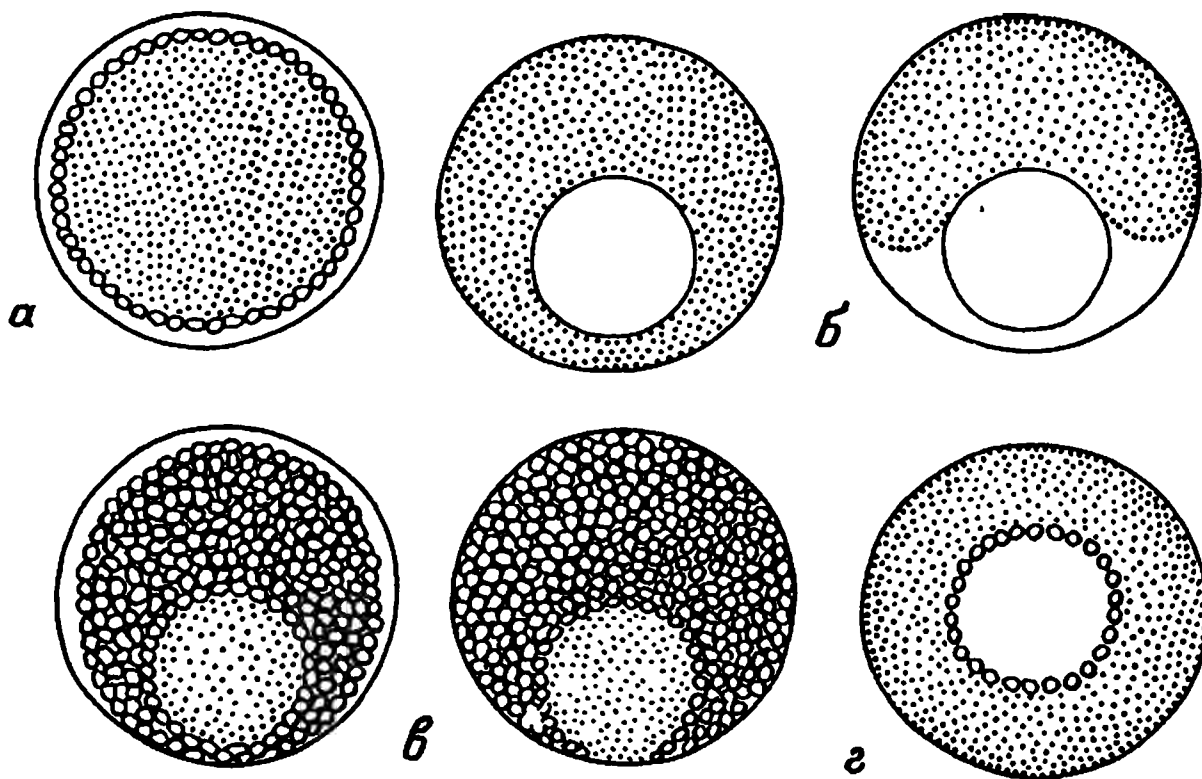


Рис. 4. Тип строения ооспор: а — центрический; б — эксцентрический; в — субэксцентрический; г — субцентрический.

у оомицетов геметангиальный, а точнее оогониальный. Диплоидной является только ооспора, причем деление ее ядра может начаться еще до того, как появятся признаки ее прорастания. У оомицетов встречаются случаи, когда перешедшие из антеридия ядра сами не делятся, а только стимулируют деление и последующее слияние ядер оогония. У видов, у которых антеридии отсутствуют, мейоз вообще не наблюдается, а ядра оогония делятся митотически.

Зрелая ооспора характеризуется расположением в ней запасных продуктов и строением оболочки. Оболочка состоит из двух слоев — наружного и внутреннего, которые чаще гладкие, но у некоторых видов структурные. Например, наружный слой у представителей сем. *Rhipidiaceae* бугорчатый, с выростами; внутренний слой у грибов р. *Apodachlya* ямчатый. Цитоплазма зрелой ооспоры содержит оопласт и большое количество липидных веществ, которые могут накапливаться в одной эксцентрически расположенной глобуле или распределяться более или менее равномерно вокруг оопласта. В связи с этим выделяют следующие типы ооспор (рис. 4): центрический — оопласт представляет отдельное образование, полностью окруженное цитоплазмой, содержащей двойной слой одинаковых капелек липидного вещества; эксцентрический — оопласт смещен с центрального положения, а отдельные капельки липидного вещества слиты в одну крупную, лежащую сбоку от оопласта; субэксцентрический — оопласт окружен цитоплазмой, в которой слоями расположены равновеликие капельки липидных веществ, причем с одной стороны слоев больше (4 : 1); субцентрический — оопласт окружен цитоплазмой, в которой расположены разновеликие капельки липидного вещества. Некоторые считают, что субэксцентрический тип ооспоры — это незрелая стадия эксцентрической ооспоры. У некоторых оомицетов тип ооспоры не полностью соответствует разобранному выше. Так, у *Arphanomyses* в ооспоре имеется крупная глобула, окруженная гомогенной протоплазмой. В зависимости от положения этой глобулы (центральной или смещенной) пишут о центрической

или эксцентрической ооспоре, хотя в этом случае нет оопласта, а центральная глобула представляет рефрактивное тело из липидных веществ. Ооспора в оогонии может быть одиночная или в множественном числе (до 40). Если одиночная ооспора полностью заполняет оогоний, ее называют плеротической, если лежит свободно, — аплеротической. Прорастать ооспора может ростковой трубкой или тонкой гифой, несущей на вершине мелкий зооспорангий. Прорастает, как правило, очень небольшой процент (около 10%) ооспор. У представителей некоторых семейств, например *Ectrogellaceae*, *Olpidiopsidaceae*, имеются покоящиеся споры и сопутствующие клетки. Иногда в литературе их называют оогониями и антеридиями, но сведений, что тут происходит половой процесс, нет.

Большинство оомицетов гомоталлично. Гетроталлизм известен у нескольких видов родов *Achlya*, *Dictyuchus*, *Pythium* и *Phytophthora*.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ

Грибы порядков *Saprolegniales*, *Leptomitales*, *Lagenidiales* отличаются большим разнообразием в экологическом отношении. Есть виды сапротрофные и паразитные. Последние поражают грибы, водоросли, простейших, ракообразных, насекомых, земноводных, рыб и их икру. Известны патогены, вызывающие гниль проростков сахарной свеклы, гороха, злаков. Отдельные представители распространены во влажных почвах. Но подавляющее большинство грибов этой группы весь жизненный цикл проводит в водной среде. Около 75 % видов выделяется из пресноводных водоемов, остальные встречаются в солоноватых и морских водах с соленостью до 30 ‰. Существует приуроченность видов, родов и целых семейств к определенной среде обитания. Так, представители *Lagenidiaceae* ведут внутриклеточный паразитный образ жизни, *Haliphthoraceae* приурочены к беспозвоночным, обитающим в морской и пресноводной среде, *Leptomitaceae* выделяются из водоемов с большим содержанием органических соединений и т.д. Сапротрофы, развиваясь на растительных и животных остатках, предпочитают тем не менее водоемы с чистой, прозрачной, хотя и стоячей водой. Исключение, как указывалось выше, составляет *Leptomitus lacteus*, приуроченный к водоемам с отходами различных производств (бумажные комбинаты, сахарные заводы и др.). У паразитных форм связь с организмом-хозяином идет нередко на уровне вида.

Кроме приуроченности к субстрату, что естественно для паразитных видов, у водных оомицетов отмечается зависимость от особенностей водной среды. Температура, кислотность, содержание органических веществ и минеральных солей, скорость течения водотока, насыщенность его кислородом — все это влияет на количество и видовой состав данной группы грибов в том или ином водоеме. Одним из важных факторов, регулирующих развитие водных оомицетов, является температура. Наибольшее количество и качественное разнообразие встречается при температуре воды 15—18 °C. Но есть виды, приуроченные к холодным водам с температурой 3—10 °C (например, *Achlya radiosa*, *A. racemosa*).

Большая часть видов предпочитает умеренные температуры, при более высоких массовое развитие бактерий и других микроорганизмов подавляет рост оомицетов в природе, хотя при культивировании в лабораторных условиях оптимальной температурой для их развития является 20—22 °С. Кроме температуры, на развитие оомицетов значительное влияние оказывает кислотность воды. Оптимальное значение рН для многих видов 7.5—8.0, но отдельные виды выделялись при рН 3.0 (например, *Saprolegnia turfosa*). Большая часть оомицетов встречается в широких пределах изменчивости среды обитания. Однако некоторые довольно чувствительны к любым изменениям окружающей среды, а часть видов чутко реагирует только на температуру, ионный состав или другие факторы.

МЕТОДИКА СБОРА И КУЛЬТИВИРОВАНИЯ ВОДНЫХ ООМИЦЕТОВ

Первичное выделение водных оомицетов может проводиться следующим образом. Из водоема берется проба воды 25—100 мл (большой объем предпочтительнее). В водоемах с чистой прозрачной водой перед взятием проб воду взбалтывают; вообще пробы лучше брать ближе ко дну, а в крупных водоемах (пруд, озеро, река) — у берега. Изучение проб лучше проводить сразу, в течение 1—3 сут; если такой возможности нет, то пробы можно хранить в холодильнике, при температуре не выше 5 °С. При таком хранении через месяц удавалось выделить из проб оомицеты, но количество изолятов было в 2—3 раза меньше, чем при исследовании пробы сразу после взятия в природе. В лабораторных условиях пробу воды выливают в стеклянные бюксы или чашки Петри слоем 0.7—1.5 см, и туда помещают простерилизованные приманки. Приманкой для оомицетов могут служить проросшие семена конопли (или просто половинка семени), льна, гороха, бобов, пыльца растений (в частности, сосны), а также приманки животного происхождения: личинки муравьев, крылья мух, кусочки кожи змеи. Реже, в основном для выделения грибов пор. *Leptomitales*, используют кусочки яблок, груш, томатов, плоды шиповника, ветви различных пород деревьев и кустарников. Чашки Петри или бюксы закрывают крышкой неплотно и инкубируют при комнатной температуре. Через 3—5 сут приманки обрастают мицелием, на котором еще через 1—2 сут может появиться спороношение (затем дальнейший рост мицелия прекращается и наступает его полное отмирание). Полученные таким образом колонии содержат, как правило, комплекс видов, и для получения чистой культуры одного вида проводят 2—3-кратные пересевы, которые заключаются в том, что кончик гифы помещают в бюксы со стерильной, лучше неводопроводной водой и приманками. Таким же образом поступают при длительном сохранении культуры (здесь пересев ведут не кончиком гифы, а кусочком колонии). Возможен пересев на твердую среду. Существует довольно много селективных питательных сред для культивирования разных групп оомицетов, в которых, как правило, используются антибиотики для ингибирования других микроорганизмов, а также различные стеролы и растительные вытяжки для стимулирования половой репродукции (Пыстина, 1973; Литвинов, Дудка, 1975).

Для обнаружения водных паразитных оомицетов, обитающих на водорослях, простейших, водных грибах, проводят микроскопию непосредственно организма-хозяина. При этом обычная фиксация формалином нежелательна, так как в этом случае паразит часто не сохраняет морфологические особенности (стенки спадаются, нарушается форма структур). Сохранение паразитных оомицетов в коллекции возможно путем приготовления постоянных препаратов организма-хозяина вместе с паразитом. В этом случае препарат фиксируют слабым раствором уксусной кислоты, отмывают, вводят под покровное стекло эозин в 10%-ном растворе глицерина, который замещает воду, а затем края покровного стекла прикрепляют к предметному стеклу маникюрным лаком. Существуют и другие методы приготовления постоянных препаратов с фиксацией материала (Sparrow, 1960). Культивирование паразитных оомицетов — дело довольно сложное, здесь используют метод двучленных культур, который заключается в выращивании организма-хозяина вместе с паразитирующим на нем грибом.

Класс OOMYCETES

Таллом, как правило, несептированный. Клеточная оболочка состоит из глюканов, целлюлозы и протеинов. Хитин, как правило, отсутствует. Бесполое размножение с помощью зооспор. Половой процесс — оогамия.

Сапротрофы в воде и почве, на растительных и животных остатках. Паразиты водорослей, низших грибов, простейших, личинок насекомых, ракообразных, земноводных, рыб, сосудистых растений. У большего числа видов паразитизм узкоспециализированный.

Класс объединяет 4 порядка: *Saprolegniales*, *Leptomitales*, *Lagenidiales*, *Peronosporales*. В работе рассматриваются 3 первых порядка.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПОРЯДКОВ

1. Зооспоры диморфные, мономорфные, дипланетические, иногда апланетические. Формируются всегда внутри зооспорангия или сразу же у выводного отверстия 2.
- Зооспоры мономорфные (только вторичные). Могут формироваться внутри зооспорангия или в везикуле (пузыре), куда перетекает недифференцированное содержимое зооспорангия 3.
2. Таллом голокарпический или эукарпический; гифы без перетяжек 1. *Saprolegniales*.
- Таллом эукарпический; гифы с перетяжками . . . 2. *Leptomitales*.
3. Таллом голокарпический 3. *Lagenidiales*.
- Таллом эукарпический *Peronosporales*.

Порядок 1. SAPROLEGNIALES

Таллом голокарпический, представляющий клетку размером в несколько микрон и при соответствующих условиях целиком превращающуюся в орган бесполого или полового размножения (сем. *Ectrogellaceae*). Таллом эукарпический, состоящий из несептированных, ветвящихся с разной интенсивностью гиф, равного диаметра на протяжении всей гифы одного порядка. Бесполое спороношение характеризуется формированием зооспор непосредственно в зооспорангиях или из про-

топлазмы после ее выхода из зооспорангия. Зооспоры двужгутиковые, диморфные: грушевидные, с жгутиками на апикальном конце; бобовидные, с жгутиками, возникающими в боковой бороздке зооспоры и направленными в разные стороны по линии движения последней. Половое спороношение представлено оогониями, антеридиями и ооспорами (сем. *Saprolegniaceae*), или гаметангии могут морфологически не выделяться (сем. *Leptolegniellaceae*).

Сапротрофы в воде и почве, на растительных и животных остатках. Паразиты пресноводных и морских водорослей, простейших, ракообразных, а также низших животных, личинок насекомых, рыб, сосудистых растений.

Порядок включает 4 семейства.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ СЕМЕЙСТВ

- 1. Таллом только эукарпический, мицелиальный, гифы не менее 5 мкм диам. Половая стадия представлена оогониями, антеридиями, ооспорами 4. *Saprolegniaceae*.
- Таллом эукарпический или голокарпический 2.
- 2. Таллом голокарпический, реже эукарпический. Органы полового размножения морфологически не выражены . . 3. *Leptolegniellaceae*.
- Органы полового размножения, как правило, отсутствуют . . . 3.
- 3. Таллом голокарпический, мешковидный, дольчатый, нитевидный или эукарпический с ризоидами. Сапротрофы или паразиты беспозвоночных, чаще морских 2. *Haliphthoraceae*.
- Таллом всегда голокарпический , мешковидный. Паразиты пресноводных и морских водорослей, а также низших грибов 1. *Ectrogellaceae*.

Семейство 1. ECTROGELLACEAE Sparrow ex Cejř

Flora ĆSR, 1, Oomycetes : 64, 1959; Dick, Saprolegniales. The Fungi, IV B : 130, 1973.

Таллом эндобиотический, в зрелом состоянии иногда экстраметрический, одноклеточный, чаще неразветвленный, голокарпический, содержит сначала вакуоли, с возрастом — четкие гранулы. Зооспорангии с одной или более выводными порами или короткими выводными трубками. Зооспоры диморфные; первичные формируются внутри зооспорангия, затем инцистируются внутри него или выйдя наружу и после недолгого периода покоя образуют вторичные зооспоры, которые могут быть ди- или полипланетическими. Цисты зооспор 3—6 мкм диам. Покоящиеся споры толстостенные, содержат многочисленные упорядоченно расположенные жировые капли. Иногда встречается сопутствующая клетка. Оогонии и антеридии известны у рода *Pythiella*.

Паразиты пресноводных, морских диатомовых и других водорослей, а также низших грибов.

Тип семейства: *Ectrogella* Zopf.

В семействе 4 рода. На изучаемой территории известны 3 рода.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ

1. Зооспоры инцистируются, как правило, после выхода из зооспорангия: цисты шаровидные 2.
- Зооспоры инцистируются, как правило, внутри зооспорангия; цисты угловатые 2. *Eurychasma*.
2. Паразит диатомовых водорослей 1. *Ectrogella*.
- Паразит низших грибов 3. *Pythiella*.

Род 1. ECTROGELLA Zopf

Nova Acta Acad. Leop.-Carol. 47 : 175, 1884.

Таллом эндобиотический, при созревании частично экстраматри-
кальный, голокарпический, трубчатый или округлый, неразветвлен-
ный, сначала содержит вакуоли, позже четкие гранулы. Зооспорангии с
1 или несколькими короткими выводными трубками. Первичные зоо-
споры формируются в зооспорангии и, покинув его, после непродолжи-
тельного плавания инцистируются; вторичные зооспоры формируются
не всегда. Покоящиеся споры эндобиотические, толстостенные, могут
полностью заполнять мешковидный таллом или лежать в нем свободно.
Иногда встречается сопутствующая клетка (антеридий?).

Паразиты преимущественно морских, а также пресноводных диато-
мовых водорослей, чаще в холодных водах.

Тип рода: *E. bacillariacearum* Zopf, Nova Acta Acad. Leop.-Carol. 47 :
175, 1884.

В роде 8 видов. На изучаемой территории известны 2 вида.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. Зооспорангии преимущественно правильно эллипсоидальные; пара-
зиты пресноводных водорослей рода *Eunotia* 1. *E. eunotiae*.
- Зооспорангии преимущественно округлые или чечевицеобразные;
паразиты морских водорослей рода *Licmophora* и некоторых других
. 2. *E. perforans*.

1. *Ectrogella eunotiae* Friedmann, Oesterr. bot. Zeitschr. 99 : 200, 1952.

Икон.: Friedmann, l. c. 1952, fig. 4 (a—c) (iconotyp.).

Зооспорангии правильной эллипсоидальной формы иногда прини-
мают форму клетки хозяина, 17—55 × 10—22 мкм, с тонкой гладкой
бесцветной оболочкой, с одиночной выводной трубкой, если их две, то
они располагаются в противоположных концах зооспорангия; выводная
трубка коническая с широким основанием. Первичные зооспоры, сфор-
мировавшись в зооспорангии, инцистируются у выводного отверстия
после выхода из него. Зооспоры грушевидные, 3.5 × 2.5(3.0) мкм, с 2
равновеликими жгутиками до 5.5 мкм дл.; цисты 3.5 мкм диам. Форми-
рование вторичных зооспор отмечено только у Цейпа (Sejр, 1959). По-
коящиеся споры не отмечены.

Паразиты пресноводных водорослей рода *Eunotia*.

Европ. ч. (Карелия). — Латвия. — Европа (Австрия, Словакия, Чехия).

Гриб холодолюбивый, выделяется в зимние месяцы, при t воды 5—10 °С.

2. *Ectrogella perforans* Petersen, Oversigt Kgl. Danske Vidensk. Selskabs. Forhandl. 5 : 466, 1905.

Икон.: Petersen, l. c. 1905, fig. 7(1-5); Sparrow, Dans.bot. Ark. 1934, 8, tab. 4, T—Y.

Зооспорангии округлые, ровные, иногда неправильно мешковидные, 25—40 × 20—35 мкм, с тонкой бесцветной оболочкой, с 1—5 ширококоническими выводными трубками, 8—10 мкм дл. и 9—12 мкм шир. Зооспоры грушевидные, 3 × 2 мкм, иногда слегка согнуты, с 2 жгутиками, направленными в разные стороны. Покоящиеся споры округлые, 15—20 мкм диам., с гладкой бесцветной двуслойной оболочкой 2.5—3.0 мкм толщ., прорастание не отмечено (табл. I, 1).

Паразиты морских диатомовых водорослей, преимущественно родов *Licmophora*, а также *Synedra*, *Podacystis*, *Thalassionema*, *Lauderia*.

Европ. ч. (Белое море). — Европа (Германия, Дания, Италия, Франция, Швеция), Сев. Америка (США).

Вид изучен на ультраструктурном уровне (Raghu Kumar, 1980).

Известны еще виды: *E. monostoma* Scherffel (1925) на *Synedra* и *Pinnularia*; *E. gomphonematis* Scherffel (1925) на *Gomphonema*; *E. licmophorae* Scherffel (1925) на *Licmophora*; *E. eurychasmoides* J. et G. Feldmann (1955) на морских видах *Licmophora* и *Pylaiella*; *E. marina* (Dang.) J. et G. Feldmann (1955) на *Chlorodendron*.

Род 2. EURYCHASMA Magnus

Hedwigia, 44 : 347, 1905.

Таллом сначала полностью эндобиотический, голокарпический, неразветвленный, по мере развития становится частично экстраматриальным. Зооспорангии с 1 или несколькими выводными трубками, апикальная часть которых выходит за пределы организма-хозяина. Зооспоры инцистируются внутри зооспорангия, реже сразу после освобождения из него у вершины выводной трубки. Оогонии антеридии и покоящиеся споры не известны (однако Алим (1962) описывает и дает рисунок покоящихся спор).

Паразиты морских водорослей.

Тип рода: *E. dicksonii* (Wright) Magnus.

В роде 3 вида. На изучаемой территории известен 1 вид.

1. *Eurychasma dicksonii* (Wright) Magnus, Hedwigia, 44 : 347, 1905. — *Rhizophyidium dicksonii* Wright, 1879; *Olpidium dicksonii* (Wright) Wille, 1899; *Ectrogella dicksonii* (Wright) Scherffel, 1925.

Икон.: Sparrow, Aquatic Phycomycetes, 1960, fig. 61, A—S.

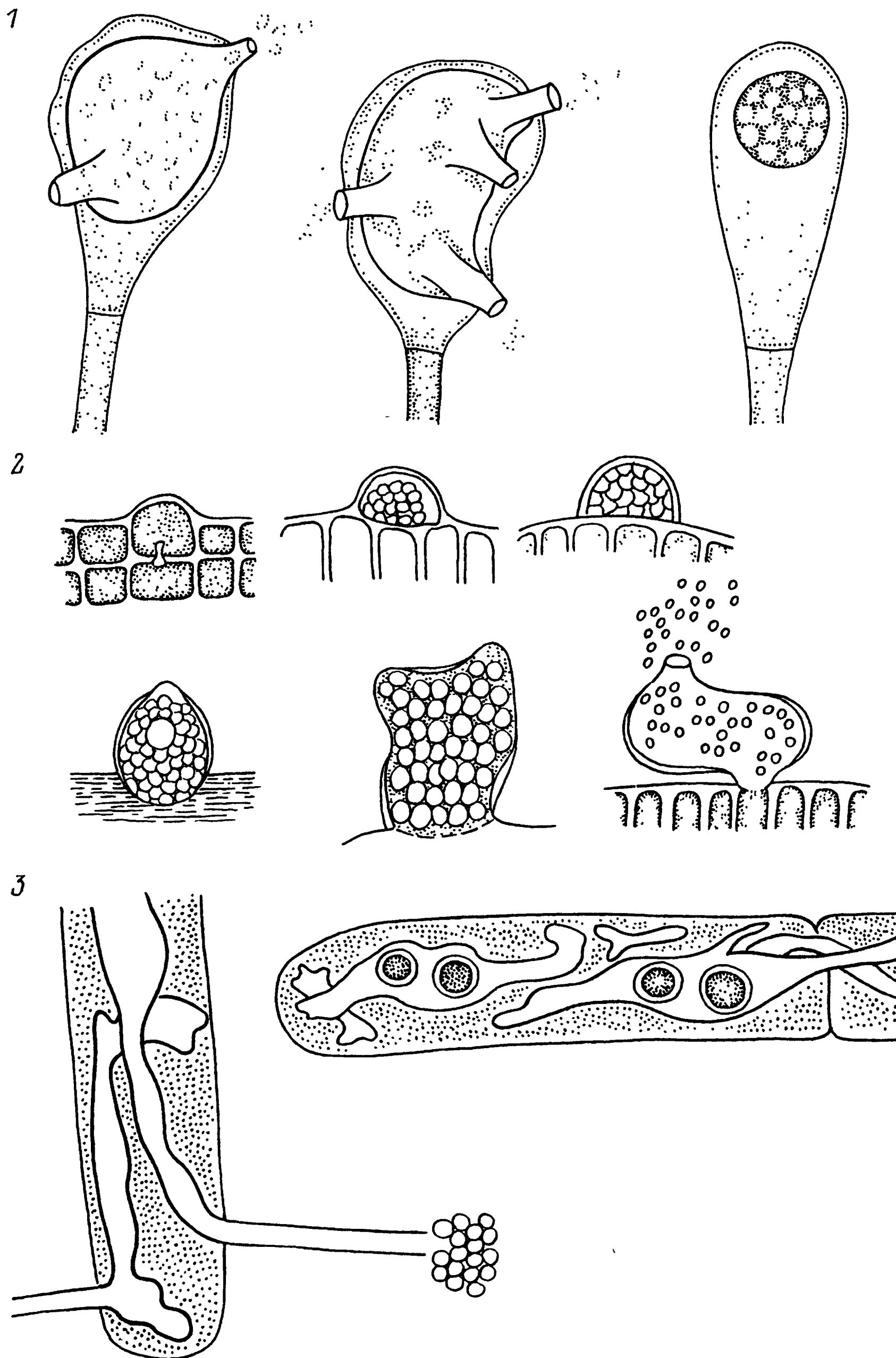


Таблица I

1 — *Ectrogella perforans* Petersen в клетках *Licmophora*: зооспорангии и покоящиеся споры (по: Sparrow, 1934); 2 — *Eurychasma dicksonii* (Wright) Magnus в клетках *Striaria*: формирование зооспор (по: Sparrow, 1934); 3 — *Aphanomycopsis desmidiella* Canter в клетках *Pleurotaenium trabecula*: зооспорангии и покоящиеся споры (по: Сејр, 1959).

Созревший зооспорангий выступает из клетки-хозяина, его размер и форма переменны и зависят от размера и формы клетки-хозяина, но чаще он мешковидный, 25—80 × 20—40 мкм, с тонкой гладкой бесцветной оболочкой, с 1 или 2 широкими и короткими выводными трубками. Зооспоры грушевидные, 5 × 3 мкм, с 2 жгутиками, дипланетизм под сомнением. Покоящиеся споры не обнаружены (по: Sparrow, 1960) или около 30 мкм диам. (по: Алим, 1962) (табл. I, 2).

Паразиты в клетках водорослей родов *Ectocarpus*, *Pylaiella*, *Stictosiphon* и др.

Европ. ч. (Белое море). — Европа (Великобритания, Дания, Италия, Норвегия, Франция, Швеция), Сев. Америка (США), Антарктида (о. Кергелен).

Кроме типового вида известны еще *E. sacculus* Petersen (1905) на *Halosaccion* и *Rhodymenia*; *E. jiyseae* Sparrow (1969) на *Polysiphonia* и *Pterosiphonia*.

Род 3. PYTHIELLA Couch

Mycologia, 27 : 160, 1935.

Таллом эндобиотический, голокарпический, округлый, эллипсоидальный или неровнотрубчатый, гипертрофирующий клетку хозяина. Зооспорангии с 1 или несколькими выводными трубками. Зооспоры диморфные, первичные инцистируются у вершины выводной трубки, после периода покоя из цист формируются вторичные зооспоры. Оогоний округлый. Антеридиальная клетка одиночная, образует хорошо заметную, оплодотворяющую трубку. Ооспора одиночная, толстостенная, с выраженной периплазмой.

Паразиты низших водных оомицетов.

Тип рода: *P. vernalis* Couch.

В роде 2 вида. На изученной территории известен 1 вид.

1. *Pythiella vernalis* Couch, *Mycologia*, 27 : 160, 1935.

Икон.: Couch, l.c. 1935, fig. 1—27 (iconotyp.).

Зооспорангии округлые, реже овальные, развиваются в гифах гриба-хозяина. Выводная трубка до 50 мкм дл. и 4 мкм шир., на некоторых зооспорангиях выводных трубок может быть несколько, редко встречаются разветвленные трубки. Зооспоры диморфные; цисты 3.5—4.0 мкм диам. Оогонии округлые, 11—20 мкм диам. Антеридии тоже округлые, около 5 мкм диам., образуют четкую оплодотворяющую трубку. Ооспора одиночная, округлая, 9—15 мкм диам., аплеротическая, с толстой оболочкой.

Гиперпаразиты в гифах оомицетов р. *Pythium*, паразитирующих на водорослях.

Европ. ч. (Лен.). — Сев. Америка (США).

В этом роде известен еще вид *P. besseyi* (Sparrow et Ellison) Sparrow (1960), паразитирующий в талломе и зооспорангиях *Olpidiopsis schenkiana*.

Род *Pythiella* с единственным сначала видом *P. vernalis* казался близким к р. *Olpidiopsis* и рассматривался в сем. *Lagenidiaceae* (Sparrow, 1943), но позже положение его было пересмотрено, подчеркнута близость половой стадии к р. *Ectrogella*, и он занял место в сем. *Ectrogellaceae* (Sparrow, 1960). Первоначальный диагноз рода основывался на описании вида *Pythiella vernalis*, объектом паразитирования которого являлись оомицеты только р. *Pythium*, но когда в этот род перенесли еще вид *P. besseyi* (= *Ectrogella besseyi* Sparrow et Ellison), паразитирующий в *Olpidiopsis schenkiana*, диагноз рода был расширен (Sparrow, 1960).

В сем. *Ectrogellaceae* имеется еще род *Eurychasmidium* Sparrow (1936) с единственным видом *E. tumefaciens* (Magnus) Sparrow. (= *Chytridium tumefaciens* Magnus, 1872; *Olpidium tumefaciens* (Magnus) Wright, 1879, *Pleotrachelus tumefaciens* (Magnus) Petersen, 1905), паразитирующим на морских водорослях рода *Ceramium*. На изучаемой территории не обнаружен.

Семейство 2. HALIPHTHORACEAE Vishniac

Mycologia, 50 : 75, 1958.

Таллом мицелиальный или дольчатый, голокарический или эукарический, мешковидный с ризоидами. Зооспоры округлые или грушевидные, поверхность неровная из-за цитоплазматических пузырьков, располагающихся непосредственно под плазменной мембраной. От субапикальной зоны отходят 2 жгутика обычного для оомицетов строения. Циста 6—10 мкм диам., окружена 3-слойной оболочкой, пронизанной поперечно исчерченными шипами. При прорастании цисты образуется либо ростковая трубка, либо зооспора. Морфологически различные гаметангии не образуются. Ооспоры не известны.

Сапротрофы или паразиты морских и пресноводных беспозвоночных.

Известны монотипный род *Haliphthoros* с видом *H. milfordensis* Vishniac (1958) и род *Atkinsiella* Vishniac с видами *A. dubia* (Atkins) Vishniac (1958) и *A. entomophaga* Martin (1977). Иногда к этому семейству относят род *Synchaetophagus* с видом *S. balticus* Apstein (1911).

Представители этого семейства близки к видам сем. *Ectrogellaceae*, отличаются более крупными инцистированными зооспорами (у последнего цисты 3—6 мкм диам.).

Тип семейства: *Haliphthoros* Vishniac.

На изучаемой территории представители семейства не обнаружены.

Были подробно изучены биология, круг организмов хозяев *H. milfordensis* (Sparrow, 1974; Tharp, Bland, 1977), а также ультраструктура зооспор (Overton et al., 1983). Данные ультраструктуры показали, что по расположению клеточных органелл зооспоры этого гриба отличаются от зооспор других оомицетов. Изучалось строение клеточной стенки у *Atkinsiella dubia* (Aronson, Fuller, 1969).

Семейство 3. LEPTOLEGNIELLACEAE Dick

Trans. Bryt. Mycol. Soc. 57 : 417, 1971.

Таллом более или менее нитевидный, эукарпический или голокарпический, иногда с перегородками, может иметь ризоиды. Зооспорангии простые или разветвленные, не всегда отделяются от вегетативной части перегородкой. Цисты 5—10 мкм диам. Оогонии и антеридии морфологически не выражены. Могут встречаться покоящиеся споры с толстой оболочкой и одной эксцентрически расположенной глобулой или множеством мелких.

Сапротрофы, преимущественно на кератинсодержащих субстратах, реже паразиты водорослей, насекомых.

Тип семейства: *Leptolegniella* Huneycutt.

В семействе 5 родов. На изучаемой территории известен 1 род.

Род 1. APHANOMYCOPSIS Scherffel

Arch. Protistenkde, 52 : 11, 1925.

Таллом эндобиотический, голокарпический, трубчатый, простой или разветвленный, иногда с перегородками, превращающийся в зооспорангий. Зооспорангии цилиндрические, одиночные, простые или разветвленные. Освобождение зооспор по типу *Aphanomyces*: первичные зооспоры инцистируются сразу у выхода из зооспорангия. Зооспоры диморфные: после периода покоя первичные цисты продуцируют вторичные зооспоры. Оогонии и антеридии не известны. Во вздутиях на мицелии развиваются эксцентрические, без периплазмы покоящиеся споры.

Сапротрофы в почве, паразиты водорослей, главным образом десмидиевых, а также личинок комаров.

Тип рода: *A. bacillariacearum* Scherffel, Arch. Protistenkde, 52 : 11, 1952.

Автор рода (Scherffel, 1925) считал *Aphanomycopsis* очень близким к *Ectrogella monostoma* Scherffel, но, находя сходство и с *Aphanomyces*, поместил род в сем. *Saprolegniaceae*. Токунага (Tokunaga, 1934) перенес род *Aphanomycopsis* в пор. *Lagenidiales*, позже (Coker, Matthews, 1937) включили этот род в сем. *Ectrogellaceae*. Сперроу (Sparrow, 1943, 1960) согласился с такой классификацией. Карлинг сначала придерживался такого же мнения (Karling, 1942), но позже (Karling, 1968a) поместил *Aphanomycopsis* в сем. *Saprolegniaceae*, как было сделано автором рода. В наиболее широко принятой сейчас системе *Saprolegniales* (Dick, 1971) этот род рассматривается в сем. *Leptolegniellaceae*.

В роде 7 видов. На изучаемой территории известен 1 вид.

1. *Aphanomycopsis desmidiella* Canter, Trans. Brit. Mycol. Soc. 32 : 166, 1949.

Икон.: Canter, 1.c., 1949, fig. 2—3 (iconotyp.); Sparrow, Aquatic Phycomycetes, 1960, fig. 63, g-h; Cejp, Flora CSR. 1. Oomycetes, 1959, fig. 13.

Таллом эндобиотический, разветвленный, голокарпический, несептированный, трубчатый с выростами, может достигать более 400 мкм дл. и 5—15 мкм шир., трансформирующийся в зооспорангий с 1—2 выводными трубками 10—185 мкм дл. и 5.0—8.5 мкм шир. Зооспоры в количестве от 10 до 60 инцистируются при выходе из выводной трубки, циста 7.0—8.0 мкм диам. Покоящиеся споры образуются внутри таллома, округлые, 9.0—20.0 мкм диам., с толстой, бесцветной, как бы ямчатой или мелкопятнистой оболочкой и множеством преломляющих свет мелких глобул (талб. I, 3).

Паразиты десмидиевых водорослей.

Ср. Азия (Узбекистан). — Европа (Австрия, Великобритания, Дания, Словакия, Чехия).

Еще описаны виды *A. saprophyticus* Karling (1968) — сапротроф в почве, *A. punctatus* Karling (1968) — сапротроф в почве, *A. sexualis* Martin (1975) — паразит в личинках комаров, *A. peridiniella* Boltovskoy et Arambarri (1984) — паразит в цистах *Peridinium willei*, *A. cryptica* Canter (1984) — паразит *Ceratium hirundinella*.

В сем. *Leptolegniellaceae* описаны роды, не обнаруженные на изучаемой территории.

Род LEPTOLEGNIELLA Huneycutt

J. Elisha Mitchell Sci. Soc. 68 : 109, 1952.

„Мицелий развивается в основном интраматрикулярно, гифы неровные, разветвленные, иногда с перегородками. Имеются тонкие разветвленные ризоиды. Зооспорангии разветвленные, не отличимые от вегетативного мицелия и часто не отделяемые от него перегородкой. Зооспоры формируются по типу *Leptolegnia* — в один ряд. Покоящиеся споры образуются внутри гиф, вероятно, не половым путем.

Стенки старых гиф дают ярко-красную окраску с хлорйодистым цинком” (по: Huneycutt, 1952).

Сапротрофы в почве, паразиты беспозвоночных.

Тип рода: *L. keratinophila* Huneycutt.

Род включает еще виды: *L. piligena* Ookubo et Kobayasi (1955), сапротроф в почве, выделенный на змеиную кожу и человеческий волос. Этот вид был перенесен в род *Leptolegnia* (Karling, 1968a), но позже (Dick, 1973) снова стал рассматриваться среди видов рода *Leptolegniella*. К этому же роду относятся: *L. exospora* Kane (Karling, 1968b) = *L. exoosporus* Kane (1966) — сапротроф в почве, выделенный на змеиную кожу и человеческий волос; *L. marina* (Atkins) Dick (1971) — паразит *Pinnotheres pisum*. Из почвы выделены *L. exogena* Karling (1987), *L. angulare* Karling (1987), *L. abnormis* Karling (1988).

Монотипный род *Brevilegniella* с видом *B. keratinophila* Dick (1961) характеризуется отсутствием подвижной стадии, зооспоры инцистируются внутри зооспорангия. Сапротроф в почве.

Монотипный род *Aphanodictyon* с видом *A. papillatum* Huneycutt ex Dick (1948) характеризуется очень нежными, тонкими, разветвленными гифами, типа *Aphanomyces* и своеобразным зооспорообразованием. Первичные зооспоры инцистируются внутри зооспорангия, а вторичные образуются по типу *Dictyuchus*. Развивается на субстрате, содержащем каратин.

К этому же семейству отнесен род *Nematophthora* с единственным видом *N. gynophila* Kerry et Crump (1980), поражающий самок нематод *Heterodera avenae*.

Семейство 4. SAPROLEGNIACEAE Kützing ex Warming

Haan. Syst. Bot. : 54, 1884.

Мицелий хорошо развит. Гифы без перегородок, которые появляются только при формировании репродуктивных органов или гемм. Последние могут быть многочисленными, малочисленными или отсутствовать. Бесполоая стадия: зооспорангии разной формы, преимущественно булабовидные, нитевидные, веретеновидные, формируются симподиально, дихотомически или в базипетальной последовательности, способны к пролиферации, расположены, как правило, терминально, интеркалярное положение редко. Зооспоры диморфные или мономорфные, подвижные в двух стадиях (первичные и вторичные зооспоры), только в одной, или подвижная стадия вообще утрачена (р. *Geolegnia*). Способ освобождения зооспор, как правило, специфичен для отдельных родов (ахлиоидный, сапролегниоидный, диктиоидный и т.д.), но нередко у одного рода наблюдается спорообразование, свойственное нескольким родам. Циста 8—15 мкм. Половая стадия у большинства представителей семейства легко формируется при культивировании (редко встречается у *Dictyuchus*). Оогонии содержат чаще несколько ооспор, реже одну. Ооспоры аплеротические (кроме *Leptolegnia*). Антеридий имеется у большинства видов, но встречается и партеногенез. Подавляющее большинство видов гомоталлично, герероталлизм известен в родах *Achlya*, *Dictyuchus*.

Сапротрофы и паразиты на животных и растительных объектах в воде и почве.

Тип семейства: *Saprolegnia* Nees.

Семейство *Saprolegniaceae* включает 13 родов. На изучаемой территории зарегистрировано 12 родов.

Близость морфологии и биологии отдельных родов сем. *Saprolegniaceae* в некоторых случаях как бы сглаживает границы рода. Такие виды, в которых проявлялись черты, присущие нескольким родам, были выделены в самостоятельные таксоны. Род *Isoachlya* Kauffman (1921) объединил виды с признаками, присущими родам *Achlya* и *Saprolegnia*. Он признавался одними исследователями (Lund, 1934; Bessey, 1950; Sejr, 1959; Sparrow, 1960), но отвергался другими (Nagai, 1931; Seymour, 1970; Милько, 1982). Род *Protoachlya* Coker (1923) объединил виды с зооспорангиями, расположенными в базипетальной последовательности (более привычной для *Achlya*) и с внутренней пролиферацией

(обычной для *Saprolegnia*); зооспорообразование шло по ахлиоидному типу. Вид *P. polyspora* (Lindstedt) Apinis (1930) первоначально был описан как *Dictyuchus polysporus* Lindstedt (1872), значит зооспорообразование в роде *Protoachlya* могло проходить и по диктиоидному типу, что не соответствовало принципу, по которому был составлен диагноз этого рода. В 1955 г. был описан род *Cladolegnia* Johannes, который занимал промежуточное положение между родами *Saprolegnia* и *Leptolegnia*. Самостоятельность этого таксона сомнительна в связи со значительной вариабельностью характеризующих его признаков. Описанный Диком (Dick, 1969a) род *Scoliolegnia* также не признается рядом исследователей (Batko, 1975; Милько, 1982). Описание этих новых родов не было хорошо аргументировано и не сделало систематику родов этого семейства более четкой. В нашем „Определителе” перечисленные выше новые роды не выделяются, а виды приводятся в пределах широко понимаемых родов *Achlya* sensu lato и *Saprolegnia* sensu lato.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ

- 1. Бесполоая стадия известна 2.
- Бесполоая стадия не известна 3. *Aplanopsis*.
- 2. Зооспоры инцистируются внутри зооспорангия 3.
- Зооспоры не инцистируются внутри зооспорангия 6.
- 3. Цисты покидают зооспорангий при разрушении стенок последнего 4.
- Цисты или вторичные зооспоры покидают зооспорангий через апикальное выводное отверстие, снабженное как бы крышечкой 5. *Calyptralegnia*.
- 4. Цисты располагаются в зооспорангии только в 1 ряд; оболочка цист утолщенная 7. *Geolegnia*.
- Цисты могут располагаться в зооспорангии не в один ряд 5.
- 5. Оогоний с 1 эксцентрической ооспорой 4. *Brevilegnia*.
- Оогоний, как правило, с несколькими эксцентрическими ооспорами 12. *Thraustotheca*.
- 6. Каждая зооспора покидает зооспорангий через индивидуальное выводное отверстие 6. *Dictyuchus*.
- Способ выхода зооспор иной 7.
- 7. Зооспоры мономорфные, только первичные 9. *Pythiopsis*.
- Зооспоры диморфные (первичные и вторичные) 8.
- 8. Зооспоры диморфные и дипланетические 9.
- Зооспоры диморфные, но подвижность первичных зооспор утрачена 1. *Achlya*.
- 9. Зооспоры расположены в зооспорангии в 1 ряд 10.
- Зооспоры расположены в зооспорангии не в 1 ряд 11.
- 10. Концы отдельных гиф заканчиваются специальными шиловидными образованиями для улавливания простейших 11. *Sommerstorffia*.
- Гифы не имеют никаких специальных улавливающих приспособлений 8. *Leptolegnia*.

11. В оогонии обычно 1 ооспора 2. *Aphanomyces*.
— В оогонии обычно более 1 ооспоры 10. *Saprolegnia*.

Род 1. *ACHLYA* Nees

in Carus, Nova Acta Acad. Leop.-Carol. 11 : 514, 1823; *Hydronema* Carus, 1823.

Колонии быстро растущие, тяжевидно-войлочные, войлочные, с упругими гифами, белые. Гифы нитевидные, шиловидные, простые или разветвленные, первичные гифы толще ответвлений; ветвление происходит чаще ближе к краю колонии. Геммы, как правило, многочисленные, разнообразные по форме, терминальные или интеркалярные, одиночные или в коротких, легко распадающихся цепочках, гладкие, желтовато-бурые; прорастают вегетативной гифой или с образованием зооспор, реже функционируют как оогонии.

Бесполая стадия размножения у большинства видов легко образуется в водной культуре. Зооспорангии многочисленные, нитевидные, веретеновидные, веретеновидно-цилиндрические, булавовидные, с верхушечной выводной порой, располагаются симподиально, базипетально или цимозно; в старых культурах у зооспорангиев наблюдается внутренняя пролификация. Зооспоры обычно диморфные и иногда диплометические. Первичные зооспоры формируются при выходе из зооспорангия, задерживаясь у его верхушечного выводного отверстия, образуя как бы клубок и здесь инцистируясь. Вторичные зооспоры формируются из цист первичных зооспор и сразу расплываются в разные стороны. В старых культурах или при некоторых особенностях окружающей среды наблюдается формирование и прорастание зооспор по апланоидному, диктиоидному, траустотекоидному или сапролегниоидному типу. Оогонии часто многочисленные, шаровидные, грушевидные, овальные, вздуто-цилиндрические, дольчатые, латеральные на ножке, реже терминальные или интеркалярные, бесцветные, редко желтовато-коричневые, способные к пролиферации, одиночные. Оболочка гладкая, с порами по всей поверхности или только в местах соприкосновения с антеридием; с разнообразными по форме и величине выростами, эндоспорий может быть неровным, волнистым. Оогинальная ножка прямая или согнутая, реже разветвленная. Антеридии моноклинные, диклинные, андрогинные, гипогинные, булавовидные, грушевидные, сосисковидные, от 1 до 12 у оогония, соприкасаются с последним верхушечной или боковой частью, иногда имеются аппрессории и оплодотворяющие трубки. Антеридии сидячие или с антеридиальной ветвью, которая может быть простой, разветвленной, иногда закрученной вокруг оогониальной ножки. У представителей некоторых видов антеридии отсутствуют. Ооспоры шаровидные, овальные от 1 до многих (более 30) в оогонии, центрические, субцентрические, эксцентрические, бесцветные, желтовато-бурые. Прорастают вегетативными гифами или с образованием мелкого зооспорангия. Имеются виды гомо- и гетероталлические.

Сапротрофы в водоемах с пресной водой, в болотах, сырой почве, паразиты на рыбах, земноводных и их икре, на проростках риса.

Тип рода: *A. prolifera* Nees emend. d By.

Род *Achlya* включает около 45 видов (согласно разным взглядам на самостоятельность видов). Отдельные виды по сходству признаков, главным образом строению ооспор, группировались в подроды или секции. Так, Кокер (Coker, 1923) разделил род на 4 подрода: *Centroachlya*, *Euachlya*, *Glomeroachlya*, *Traustachlya*. Джонсон (Johnson, 1956) выделил 3 подрода: *Achlya*, *Centroachlya* и *Subcentrica*. Цейп (Cejp, 1959) предложил сгруппировать виды по секциям: *Prolifera* — с эксцентрическими ооспорами, *Apiculata* — с субцентрическими и *Racemosa* — с центрическими. Были и другие попытки группировок видов этого рода (см. например: Наумов, 1954; Dick, 1973).

На изучаемой территории известны 32 вида.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. Виды гетероталличные; оогонии формируются в узкой зоне встречи скрещивающихся половых форм 2.
- Виды гомоталличные; оогонии формируются по всей колонии 3.
2. Геммы неоднородные, у антеридиальной формы чаще веретеновидно-цилиндрические, в коротких цепочках; у оогониальной — чаще шаровидные, одиночные и в длинных цепочках . . . 4. *A. bisexualis*.
- Геммы неоднородные, у антеридиальной формы нитевидные, округлые, немногочисленные; у оогониальной — нитевидные или неправильных очертаний, многочисленные . . . 1. *A. ambisexualis*.
3. Антеридии отсутствуют или встречаются у небольшого числа оогониев 4.
- Антеридии имеются 9.
4. Антеридии отсутствуют 5.
- Антеридии встречаются у небольшого числа оогониев 6.
5. Оболочка оогония гладкая или с несколькими пальцевидными выростами. Ооспоры эксцентрические, 15—18 мкм диам. 21. *A. oviparvula*.
- Оболочка оогония шиповатая. Ооспоры центрические, 20—30 мкм диам. 31. *A. stellata*.
6. Гифы толстые, до 200 мкм диам. в основании. Ооспоры центрические, субцентрические 30. *A. spinosa*.
- Гифы до 70 мкм диам. в основании. Ооспоры эксцентрические 7.
7. Оболочка оогония густошиповатая или густобородавчатая 8.
- Оболочка оогониев гладкая, иногда с пальцевидными выростами. Антеридии соприкасаются с оогонием боковой частью 5. *A. caroliniana*.
8. Антеридии если имеются, то диклинные. Ооспоры 25—35 мкм 7. *A. crenulata*.
- Антеридии, если имеются, андрогинные, реже моно- или диклинные, ооспоры 15—20 мкм 12. *A. glomerata*.
- 9(3). Антеридии чаще гипогинные, андрогинные, моноклинные . . 10.

- Антеридии чаще диклинные 21.
- 10. Антеридии гипогинные, редко андрогинные или моноклинные 13. *A. hypogyna*.
- Антеридии андрогинные, моноклинные, редко диклинные . . . 11.
- 11. Оболочка оогония шиповатая 12.
- Оболочка оогония гладкая или с несколькими выростами . . . 13.
- 12. Ооспора эксцентрическая. Антеридий соприкасается с оогонием боковой частью 28. *A. recurva*.
- Ооспора центрическая, субцентрическая. Антеридий соприкасается с оогонием верхушечной частью 27. *A. radiosa*.
- 13. Оболочка оогония гладкая, иногда с порами 16.
- Оболочка оогония с редкими выростами 14.
- 14. Оогонии бесцветные 15.
- Оогонии желтовато-коричневые, иногда abortивные и пролиферирующие 6. *A. colorata*.
- 15. Оболочка оогония без пор, с редкими выступами-шипами. Антеридии соприкасаются с оогонием верхушечной частью 19. *A. oligacantha*.
- Оболочка оогония с порами и несколькими буторчатыми выростами. Антеридии соприкасаются с оогонием боковой частью 32. *A. treleaseana*.
- 16. Ооспоры эксцентрические 17.
- Ооспоры центрические, субцентрические 19.
- 17. Ооспоры желтоватые. Антеридии соприкасаются с оогонием верхушечной частью 8. *A. debaryana*.
- Ооспоры бесцветные. Антеридии соприкасаются с оогонием боковой частью 18.
- 18. Ооспоры немногочисленные, 2—4. Гифы 40—70 мкм диам. в основании 20. *A. orion*.
- Ооспоры многочисленные, 16—18. Гифы 60—150 мкм диам. в основании 2. *A. americana*.
- 19. Антеридии соприкасаются с оогонием верхушечной частью 26. *A. racemosa*.
- Антеридии соприкасаются с оогонием боковой частью 20.
- 20. Ооспоры многочисленные, 5—20. Гифы 100—150 мкм диам. в основании 23. *A. polyandra*.
- Ооспоры малочисленные, 2—5. Гифы 40—60 мкм диам. в основании 3. *A. apiculata*.
- 21(9). Антеридий соприкасается с оогонием верхушечной частью, антеридиальная ножка обвивается вокруг оогониальной 15. *A. intricata*.
- Антеридий соприкасается с оогонием боковой частью 22.
- 22. Оболочка оогония с гладким наружным и неровным внутренним слоем 23.
- Оболочка оогония гладкая, с порами или без них 25.
- 23. Ооспоры субцентрические 17. *A. megasperma*.
- Ооспоры эксцентрические 24.
- 24. Ооспоры малочисленные, 1—4. Оогонии 35—45 мкм диам. 29. *A. rodrigueziana*.

- Ооспоры в оогонии 4—18. Оогонии 40—70 мкм диам. 25. *A. proliferoides*,
- 25. Ооспоры субцентрические 18. *A. oblongata*,
- Ооспоры центрические или эксцентрические 26.
- 26. Ооспоры центрические 22. *A. paradoxa*,
- Ооспоры эксцентрические 27.
- 27. Оогонии бесцветные 28.
- Оогонии желтоватые 10. *A. dubia*,
- 28. Зооспорангии с верхушечным выводным отверстием 29.
- Зооспорангии нередко с боковыми выводными отверстиями, или последние расположены у основания зооспорангия 31.
- 29. Зооспорангии малочисленные. Оогонии 120—150 мкм диам. 14. *A. inflata*,
- Зооспорангии многочисленные 30.
- 30. Оогонии 40—70 мкм диам., часто окружены тонкими гифами, не несущими антеридии 11. *A. flagellata*,
- Оогонии двух типов: мелкие, 30—50 мкм диам., и крупные, 50—90 мкм диам. Встречаются шаровидные вздутия 100—250 мкм диам., типа абортивных оогониев 9. *A. diffusa*,
- 31. Оогонии 50 мкм диам., оболочка без пор 16. *A. klebsiana*,
- Оогонии 60—90 мкм диам., оболочка с порами . . . 24. *A. prolifera*,

1. *Achlya ambisexualis* Raper, Amer. J. Bot. 26 : 639, 1939; *A. ambisexualis* Raper var. *abjointa* Raper, 1939; *A. ambisexualis* Raper var. *gracilis* Raper, 1939; *A. heteromorpha* Harvey, 1942; *A. bisexualis* Coker et Couch var. *ambisexualis* (Raper) Milko, 1983.

Икон.: Raper, l.c. 1939, fig. 1—27 (iconotyp.); Johnson, The genus *Achlya*, 1956, pl. 9, E—H.

Гриб гетероталличный. Колонии войлочные, тяжевидно-войлочные. Мицелий у оогонимальной формы плотный, гифы густо переплетенные, у антеридиальной — более рыхлые. Гифы 40—108 мкм диам. в основании у оогонимальной формы и 30—60 мкм диам. — у антеридиальной. Геммы у оогонимальной формы нитевидные, иногда неправильной формы, терминальные или интеркалярные, одиночные или в цепочке, многочисленные. У антеридиальной формы геммы нитевидные, округлые, немногочисленные. Зооспорангии нитевидные, веретеновидные или булабовидные, у оогонимальной формы 210—500 × 20—48 мкм, у антеридиальной — 160—540 × 16—41 мкм, у первой многочисленные. Оогонии латеральные на ножке, редко интеркалярные, округлые, грушевидные, 50—100 мкм диам., с гладкой оболочкой, поры имеются только в местах соприкосновения с антеридием; оогонимальная ножка ровная или слегка изогнутая, до 100—400 мкм дл. Антеридии 2—7 у оогония, диклинные, сосисковидные, булабовидные, неровные в очертаниях, на длинной, часто разветвленной антеридиальной ветви, иногда охватывающей оогоний; антеридиальная клетка соприкасается с оогонием всей боковой поверхностью, иногда образует выросты к оогонию. Ооспоры округлые, эксцентрические, (1)6—16(30) в оогонии, (15)18—24(38) мкм диам. Прорастание неизвестно.

Сапротрофы в пресной воде и сырой почве, паразиты рыб.

Европ. ч. (р. Волга). — Украина. — Европа (Великобритания), Азия (Ирак), Сев. Америка (США), Юж. Америка (Бразилия).

Согласно А.А. Милько (1983, 1985), который рассматривает вид *A. ambisexualis* как разновидность *A. bisexualis*, у обеих половых форм (оогониальной и антеридиальной) геммы однородные: цилиндрические, булавовидные или веретеновидно-цилиндрические.

В связи со своей гетероталличностью гриб является объектом многих цитологических, генетических и физиолого-биохимических исследований (Raper, 1949, 1951; Barksdale, 1963, 1965, 1968, 1970; Ellzey, 1974; Law et al., 1978; Hill, Mullins, 1979, 1982; Rozek, Timberlake, 1979; Reiskind, Mullins, 1981; Cottingham, Mullins, 1985; Manavathu, Thomas, 1985; Suryanarayana et al., 1985; Brunt, Silver, 1986, и др.). Изучение особенностей формирования органов полового размножения показало, что соединение (врастание) колоний скрещивающихся форм стимулирует образование сначала антеридиев, а затем последние, сформировавшись, индуцируют образование на другом талломе оогониев.

2. *Achlya americana* Humphrey, Trans. Amer. Phil. Soc. 17 : 116, 1892 (1893); *A. polyandra* d By. f. *americana* (Humphrey) Petersen, 1909; *A. ocellata* Tiesenhausen, 1912; *A. debaryana* Humphrey var. *americana* (Humphrey) Minden, 1912; *A. americana* Humprey var. *megasperma* Crooks, 1937.

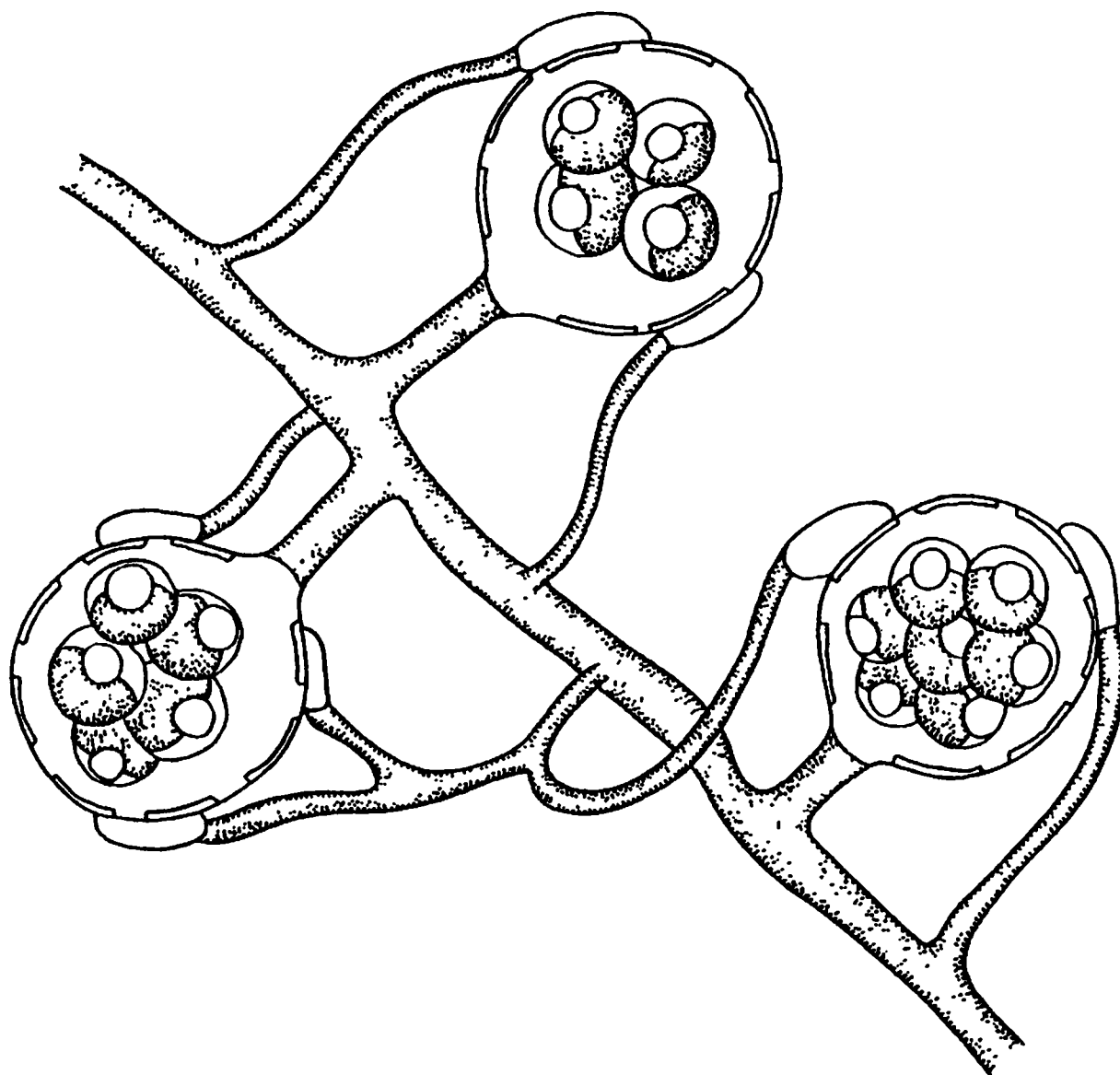
Икон.: Humphrey, l.c. 1893, tab. 14, fig. 7, 9—10, tab. 15, fig. 18, 21, 24, 25, 29, tab. 16, fig. 30—36, tab. 18, fig. 69—73 (iconotyp.); Johnson, The genus *Achlya*, 1956, pl. 19, E—F.

Колонии разреженно-войлочные. Гифы слабоветвящиеся, 60—150 мкм диам. в основании. Геммы нитевидные, веретеновидные, иногда неправильной формы, терминальные, одиночные или интеркалярные, по 2—4 в цепочке; прорастают вегетативной гифой или функционируют как зооспорангий. Зооспорангии многочисленные, цилиндрические, ладьевидные, веретеновидные, прямые или слегка согнутые, (220)300—500(950) × (15)25—40(65) мкм, располагаются симподиально. Зооспорообразование по ахлиоидному типу. Циста 9—11 мкм диам. Оогонии многочисленные, латеральные на короткой оогониальной ножке, шаровидные, реже грушевидные или овальные, (30)45—75(105) мкм диам.; оболочка гладкая, иногда с порами. Антеридии 1—6 у оогония, андрогинные, моноклинные; антеридиальные ветви тонкие, разветвленные, как правило изогнутые, но не закрученные; антеридиальная клетка булавовидная, может быть разветвленная, соприкасается с оогонием своей боковой частью или боковыми выростами. Ооспоры бесцветные, округлые, иногда овальные, эксцентрические, (1)16—18(38) в оогонии, 20—45 мкм диам. Прорастает ооспора тонкой вегетативной гифой, несущей на конце мелкий зооспорангий (табл. II, 1).

Сапротрофы на растительных остатках, часто на семенах ольхи, плодах шиповника, попавших в водоемы с пресной водой, а также в рисовых чеках, сырой почве; паразиты рыб.

Европ. ч. (Лен.), Дальн. Восток (Примор.). — Латвия, Украина, Кавказ (Азербайджан, Грузия). — Европа (Германия, Дания, Исландия, Польша, Словакия, Чехия, Швейцария), Азия (Индия, Китай, Япония),

1



2

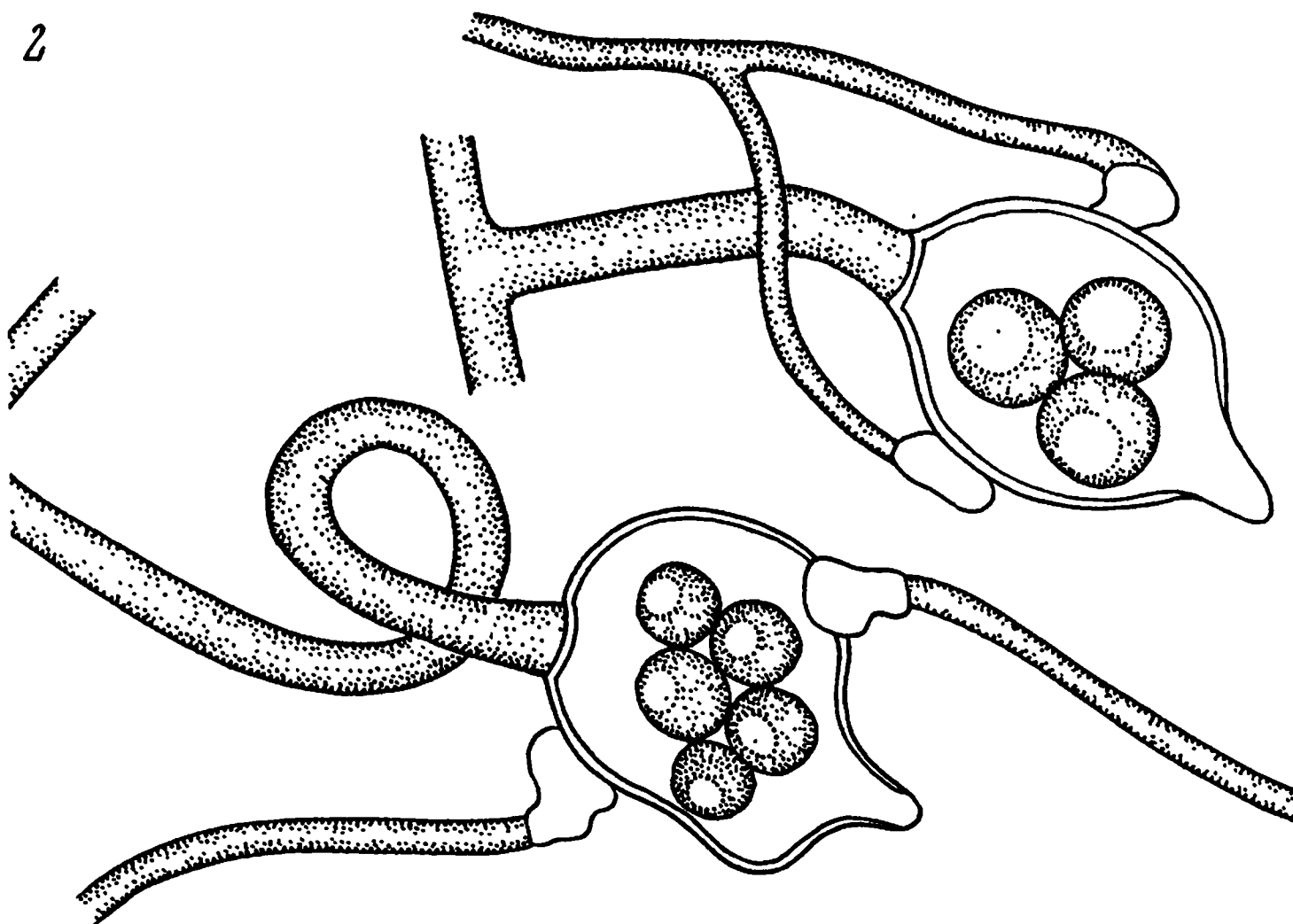


Таблица II

1 — *Achlya americana* Humphrey; 2 — *A. apiculata* d By.

Сев. Америка (Канада, США), Центр. Америка (Панама, Пуэрто-Рико, Тобаго, Тринидад), Юж. Америка (Бразилия), Австралия.

A. americana, *A. prolifera*, *A. debaryana*, *A. diffusa* — морфологически близкие виды. А.А. Милько (1983, 1985) считает *A. americana* синонимом *A. debaryana*.

Изучалась экология *A. americana* (Suzuki, 1961), а также состав жиров и матаболизм (Fox et al., 1983).

3. *Achlya apiculata* d By., Bot. Zeit. 46 : 635, 1888; *A. apiculata* d By. var. *prolifera* Coker et Couch, 1923; *A. apiculata* d By. var. *prolifera* Forbes, 1935; *A. apiculata* d By. var. *forbesiana* Cejr, 1959; *A. curvicollis* Beroqui, 1963.

Икон.: De Bary, l.c. 1888, tab. 10, fig. 3—5 (iconotyp.); Johnson, The genus *Achlya*, 1956, pl. 4, A—B, 5, K—O.

Колонии войлочные, тяжевидно-войлочные. Гифы умеренно ветвящиеся, 40—60(95) мкм диам. в основании. Геммы многочисленные, нитевидные, веретеновидные или булавовидные, иногда неправильной формы, одиночные, терминальные или интеркалярные, тогда в короткой цепочке, функционируют как зооспорангий. Зооспорангии малочисленные, веретеновидные, реже нитевидные или булавовидные, (140) 300—400(700) мкм дл., (20)30—35(45) мкм диам., иногда с изогнутой вытянутой верхушкой, располагаются симподиально и в базипетальной последовательности. Зооспорообразование может происходить не только по ахлиоидному, но и по апланоидному и диктиоидному типу. Циста 12—14 мкм диам. Оогонии развиваются с разной интенсивностью, терминальные, реже интеркалярные, шаровидные, овальные, грушевидные, (50)60—80(140) × (40)50—60(110) мкм, часто с апикальным выростом. Оболочка гладкая без выростов, поры могут быть в местах соприкосновения с антеридием; внутренняя поверхность оболочки часто неровная, с утолщениями. Оогонимальная ножка 300—800(1000) мкм дл., с поникающей верхней частью или закручена спиралью, реже ровная. Антеридии 1—5 у оогония, моноклинные, андрогинные, реже диклинные; антеридиальная ветвь иногда разветвленная; антеридиальная клетка булавовидная, сосисковидная, мешковидная, часто с боковыми выростами, соприкасается с оогонием своей боковой частью или выростами. Ооспоры округлые, субцентрические, (1)2—5(10) в оогонии, (20)30—40(50) мкм диам. Прорастает ооспора или вегетативной гифой, или короткой ростковой трубкой, несущей на конце мелкий зооспорангий (табл. II. 2).

Сапротрофы на растительных остатках и мертвых насекомых в водоемах с пресной водой, в сырой почве, торфяниках, придорожных канавах.

Европ. ч. (Лен.), Дальн. Восток (Примор.). — Ср. Азия (Узбекистан). — Европа (Великобритания, Германия, Словакия, Чехия), Сев. Америка (Канада, США), Австралия.

4. *Achlya bisexualis* Coker et Couch in Coker, J. Elisha Mitchell Sci. Soc. 42 : 207, 1927; *A. regularis* Coker et Leitner, 1938.

Икон.: Coker, l. c. 1927, tab. 27 (iconotyp.); Johnson, The genus *Achlya*, 1956, pl. 9, A—D, I—L.

Гриб гетероталличный. Колонии войлочные, тяжевидно-войлочные. Гифы у оогониальной формы до 80 мкм диам. в основании, густоветвистые, у антеридиальной — до 120 мкм диам. и ветвление слабое. Геммы многочисленные: у антеридиальной формы веретеновидно-цилиндрические, часто собранные в короткие, легко распадающиеся цепочки; у оогониальной — шаровидные, грушевидные, одиночные или в длинной цепочке. Зооспорангии многочисленные, веретеновидные, нитевидные, у оогониальной формы 100—400 × 25—45 мкм, у антеридиальной — 250—950 × 25—70 мкм, располагаются симподиально и часто в базипетальной последовательности. Зооспорообразование по ахлиоидному типу. Циста 8—12 мкм диам. Оогонии терминальные, реже интеркалярные или латеральные на ножке, шаровидные, грушевидные, бочонковидные, 40—100 мкм диам. Оболочка гладкая, поры только в местах соприкосновения с антеридием; оогониальная ножка до 100 мкм дл. Антеридии (2)3—7(10) у оогония, диклинные; антеридиальная ветвь длинная, часто разветвленная, может закручиваться вокруг оогония; антеридиальная клетка сосисковидная, трубковидная, часто разветвленная, примыкает к оогонию всей боковой частью или охватывает его своими разветвлениями. Ооспоры округлые, эксцентрические, до 20 у оогонии, 15—30 мкм диам. Прорастание неизвестно.

Сапротрофы в воде и почве, паразиты рыб, часто в аквариумах.

Европ. ч. (Лен.). — Латвия, Кавказ (Грузия), Казахстан, Ср. Азия (Узбекистан). — Европа (Великобритания, Голландия, Швеция), Сев. Америка (США), Юж. Америка (Бразилия).

По данным А.А. Милько (1985), был выделен из различных рек и озер на территории бывшего СССР.

А.А. Милько (1985) у этого вида выделяет разновидность *A. bisexualis* Coker et Couch var. *ambisexualis* (Raper) Milko, указывая на однородность гемм (цилиндрических, булавовидно- или веретеновидно-цилиндрических) у обеих половых форм.

Вид пользуется большим вниманием у исследователей. Изучались гормоны, влияющие на формирование репродуктивных органов (Raper, 1936, 1942; Barksdale, 1966; McMorris, Barksdale, 1967; Arsenault et al., 1968; Lasure, Griffin, 1975), зооспорообразование (MacLeod, Horgen, 1979; Thiel et al., 1988), особенности физиологии гриба (Griffin et al., 1974; Miele, Linkins, 1978; Harold, Harold, 1986; McGillivray, Gow, 1986) и т. д.

Среди гетероталличных видов рода есть *A. heterosexualis* Whiffen-Barksdale (1965). У этого гриба оогонии и антеридии располагаются на одном таллеме; антеридии, как правило, маноклинные и андрогинные. Оогонии возникают только после образования антеридиев, которые индуцируют их формирование.

5. *Achlya caroliniana* Coker, Bot. Gaz. 50 : 381, 1910; ? *A. pacifica* Harvey, 1942.

Икон.: Coker, l.c. 1910, fig. 1—8 (iconotyp.), Johnson, The genus *Achlya*, 1956, pl. 10, D, E, pl. 21, E—K.

Колонии войлочные, тяжевидно-войлочные. Гифы разветвленные, 35—70(100) мкм диам. у основания. Геммы отсутствуют или малочисленные, нитевидные, цилиндрические, булавовидно-цилиндрические, неправильной формы, терминальные, одиночные, иногда в коротких, легко распадающихся цепочках. Зооспорангии чаще многочисленные, веретеновидные, нитевидные, прямые, иногда с согнутой вершиной и боковыми выводными отверстиями, (150)250—300(480) × (25)35—45(70) мкм, располагаются симподиально, реже цимозно. Зооспорообразование по ахлиоидному типу, иногда по апланоидному. Циста 8—10 мкм диам. Оогонии чаще многочисленные, терминальные, редко интеркалярные, боковые на ножке, реже сидячие, округлые, неправильно шаровидные, яйцевидные, (21)35—45(75) мкм диам.; оогониальная ножка 50—80 мкм дл., прямая, иногда с 1—3 короткими ответвлениями. Оболочка оогония гладкая, без пор, иногда с несколькими бугорчатыми, тупоконическими или пальцевидными выростами до 12 мкм дл. Антеридии имеются у небольшого числа оогониев, они моноклинные, диклинные, редко андрогинные, по 1—2 у оогония, антеридиальная клетка трубковидная, соприкасается с оогонием боковой частью, образуя как бы аппрессории. Ооспоры округлые, эллипсоидальные, эксцентрические, по 1—4(12) в оогонии, (15)20(40) мкм диам., чаще развиваются партеногенетически. Прорастает ооспора тонкой неразветвленной гифой, несущей на конце мелкий, булавовидный зооспорангий (табл. III, 1).

Сапротрофы в воде и почве, на растительных остатках.

Европ. ч. (р. Волга, Цимлянское водохранилище). — Украина (Крым). — Европа (Великобритания, Германия, Дания, Словакия, Чехия), Африка (Нигерия), Сев. Америка (США), Центр. Америка (Ямайка), Австралия.

В России гриб известен по находке А.А. Домашовой (1971) в рыбноводческих прудах Волгоградского осетрового рыбзавода.

А.А. Милько (1985) сообщает, что у изучаемой им культуры *A. caroliniana*, полученной из Великобритании, оогонии были с хорошо выраженными порами.

6. *Achlya colorata* Pringsh., Sitzungsber. Akad. Berlin. S. 889, 1882; *A. racemosa* Hildebr. var. *stelligera* Cornu, 1872; *A. racemosa* Hildebr. var. *spinosa* Cornu, 1872; *A. racemosa* Hildebr. f. *stelligera* (Cornu) Petersen, 1909; *A. racemosa* Hildebr. var. *stelligera* Cornu f. *pringsheimii* Minden, 1912; *A. racemosa* var. *stelligera* Minden (non Cornu), 1912; *A. racemosa* Hildebr. var. *stelligera* Cornu f. *polyspora* Schkorbatov, 1927.

Икон.: Pringsheim, l.c. 1882, tab. 14, fig. 12, 15—31 (iconotyp.); Johnson, The genus *Achlya*, 1956, pl. 2, E—I.

Колонии низкойлочные. Гифы 40—80 мкм диам. в основании, слабоветвистые, в основном в верхней части гиф. Геммы многочисленные, булавовидные, одиночные или в коротких цепочках. Зооспорангии многочисленные, нитевидные, булавовидные или ладьевидные, прямые или слегка согнутые, (350)450—500(650) × (15)30—40(60) мкм, располагаются симподиально, цимозно, редко в базипетальной последовательности. Зооспорообразование может проходить не только по ах-

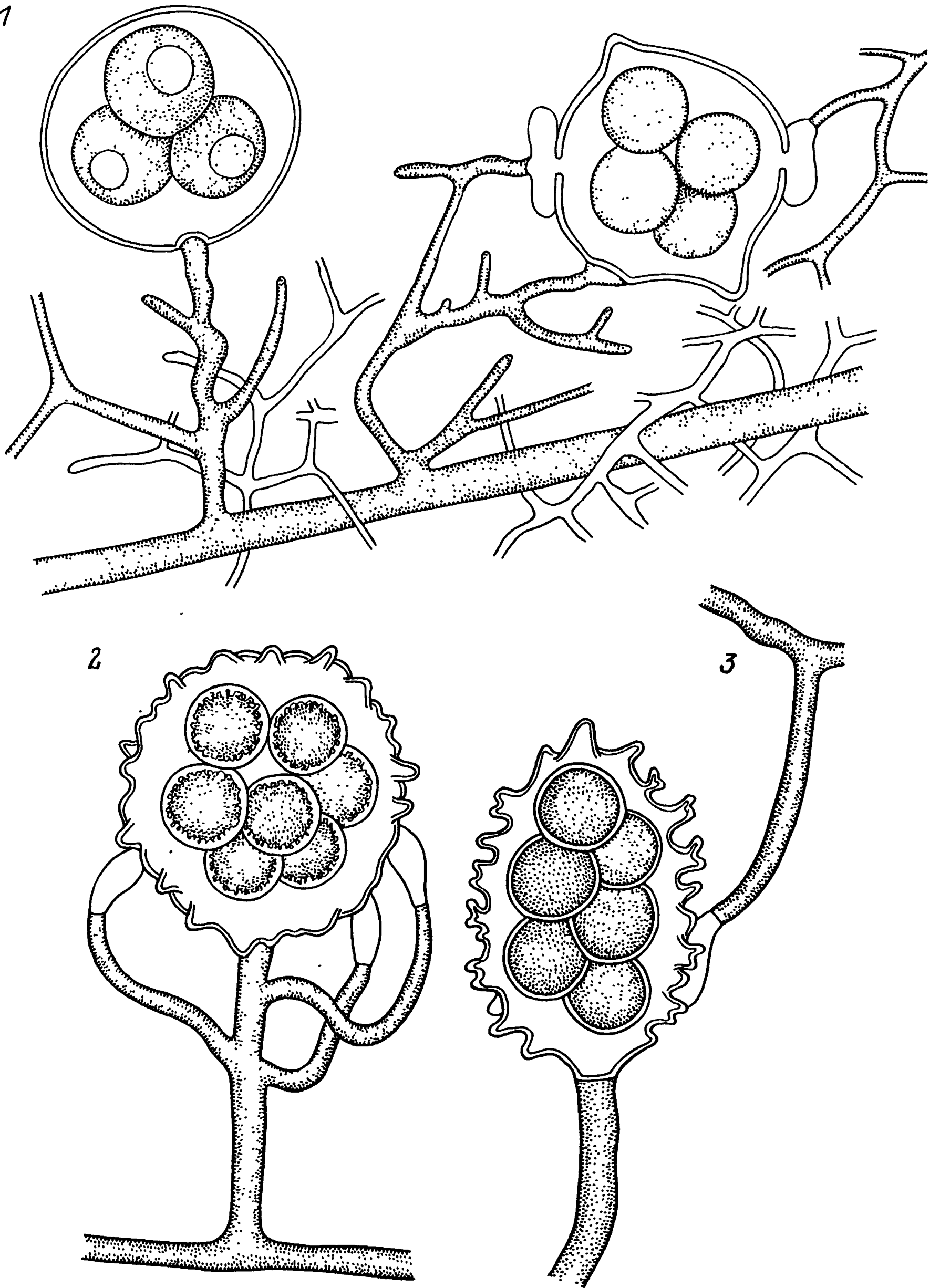


Таблица III

1 — *Achlya caroliniana* Coker; 2 — *A. colorata* Pringsh.; 3 — *A. crenulata* Ziegler.

лиоидному, но и по диктиоидному и апляноидному типу. Циста 8—12 мкм диам. Оогонии многочисленные, латеральные на ножке, шаровидные, грушевидные, яйцевидные, (40)50—70(100) мкм диам., иногда abortивные и тогда пролиферирующие; оогониальная ножка прямая, до 100 мкм дл. Оболочка без пор, с довольно редкими бугорчатыми выростами, иногда слабозаметными, а иногда до 15 мкм дл., редко гладкая, желтовато-коричневая. Антеридии андрогинные, моноклинные, 1—3(5) у оогония, антеридиальная клетка грушевидная, соприкасается с оогонием верхушечной частью. Ооспоры шаровидные, центрические, 2—8(22) в оогонии, 25—35 мкм диам. Прорастает ооспора короткой гифой, несущей на конце веретеновидный зооспорангий (табл. III, 2).

Сапротрофы на растительных остатках в воде, сырой почве.

Европ. ч. (р. Волга, Коми, Лен.), Дальн. Восток (Примор.). — Латвия, Украина, Кавказ (Азербайджан, Грузия). — Европа (Германия, Голландия, Польша, Словакия, Чехия), Азия (Индия, Япония), Сев. Америка (Канада, США).

„При длительном хранении в культуре оогонии гладкие и гриб трудно отличить от *A. racemosa*” (Милюко, 1985, с. 157). По данным этого же автора, в оогонии 1—5(10) ооспор.

У *A. colorata* изучался оогенез (Patterson, 1927) и влияние температуры на формирование структуры оболочки оогониев (Reischer, 1949).

7. *Achlya crenulata* Ziegler, Mycologia, 40, 3 : 336, 1948; *A. tuberculata* Ziegler, 1950.

Икон.: Ziegler, l.c. 1948, fig. 1—10 (iconotyp.); Johnson, The genus *Achlya*, 1956, tab. 22, A—T.

Колонии распростерты, плотные. Гифы 45—65 мкм диам. у основания, умеренно разветвленные. Геммы, как правило, малочисленные, нитевидные, веретеновидные, иногда грушевидные или неправильной формы до разветвленных, одиночные или в цепочке; прорастают одной или несколькими тонкими гифами, могут функционировать как зооспорангии. Зооспорангии многочисленные, нитевидные, веретеновидные, ладьевидные, (90)240—300(810) × (15)35—45(50) мкм, располагаются симподиально и в базипетальной последовательности. Зооспорообразование по ахлиоидному типу. Цисты 9—11 мкм диам. Оогонии многочисленные, латеральные на ножке, редко терминальные, шаровидные, грушевидные, реже овальные, угловатые, крайне редко дольчатые или неправильной формы, (30)40—60(100) мкм диам., исключая выросты оболочки, незрелые могут пролиферировать. Оболочка без пор или с очень редкими порами, густо покрыта различными по длине, бугорчатыми, сосочковидными, сердцевидными или дольчатыми выростами; вершина выростов обычно тонкая; иногда оболочка оогония просто волнистая. Оогониальная ножка прямая или слегка изогнутая, суживающаяся к основанию, иногда встречается одно разветвление, длина ножки обычно в 2 раза больше диаметра оогония. Антеридии могут отсутствовать, если имеются, то 1—2 у оогония, диклинные, очень редко моноклинные; антеридиальная ветвь, как правило, короткая, иногда разветвленная; антеридиальная клетка трубковидная, булавовидная,

иногда неправильной формы, соприкасается с оогонием верхушечной частью или боковыми выростами, иногда заметна оплодотворяющая трубка. Ооспоры шаровидные, эксцентрические, 1—4(16) в оогонии, 25—35 мкм диам. Прорастает ооспора тонкой гифой, несущей на конце мелкий булавовидный зооспорангий (табл. III, 3).

Сапротрофы на растительных остатках в водоемах с пресной водой, в болоте.

Европ. ч. (Коми, Лен.), Дальн. Восток (Примор.). — Сев. Америка (США).

В работах А.А. Милько (1983, 1985) *A. crenulata* приводится как синоним вида *A. abortiva* Coker et Braxton (1926). По описанию эти виды все-таки отличаются: у *A. abortiva* антеридии отсутствуют, не известно прорастание гемм и ооспор.

8. *Achlya debaryana* Humphrey, Trans. Amer. Phyl. Soc. 17 : 117, 1893; *A. polyandra* d By. 1881 (non *A. polyandra* Hildebr. 1867—1868); *A. americana* Humphrey f. „b” Forbes, 1935; *A. aquatica* Dagal et Thakur, 1965.

Икон.: De Bary, Abh. senck. naturf. Ges. 1881, 12, tab. 4, fig. 5—15 (iconotyp.).

Колонии разреженные, не войлочные. Гифы 80—180 мкм диам. у основания, умеренно разветвленные, чаще в верхней части гиф. Геммы немногочисленные, цилиндрические, 140—700 × 60—150 мкм, терминальные, реже интеркалярные, одиночные или в цепочке. Зооспорангии малочисленные, веретеновидные, (120)280—600(900) × 25—60 мкм, располагаются симподиально, иногда в базипетальной последовательности. Зооспорообразование по ахлиоидному типу. Циста 10—12 мкм. Оогонии многочисленные, терминальные, шаровидные, 55—100 мкм диам. Оболочка гладкая, поры бывают только в местах соприкосновения с антеридием. Оогониальная ножка прямая, иногда слегка согнута, 50—200 мкм дл. Антеридии андрогинные, моноклинные, очень редко диклинные, 1—2 у оогония; антеридиальная ветвь иногда разветвленная, короткая; антеридиальная клетка булавовидная, соприкасается с оогонием чаще вершинной частью. Ооспоры шаровидные, овальные, эксцентрические, (1)3—10 и более в оогонии, 15—30 мкм диам., желтоватые. Прорастание не известно (табл. IV, 1).

Сапротрофы в реках и водоемах с пресной водой, в канавах вдоль дорог, лужах, в сырой почве; паразиты икры рыб.

Европ. ч. (р. Волга, Лен.), Дальн. Восток (Примор.). — Украина, Кавказ (Армения). — Европа (Великобритания, Германия, Польша, Словакия, Чехия), Азия (Индия, Ирак, Китай), Сев. Америка (Канада).

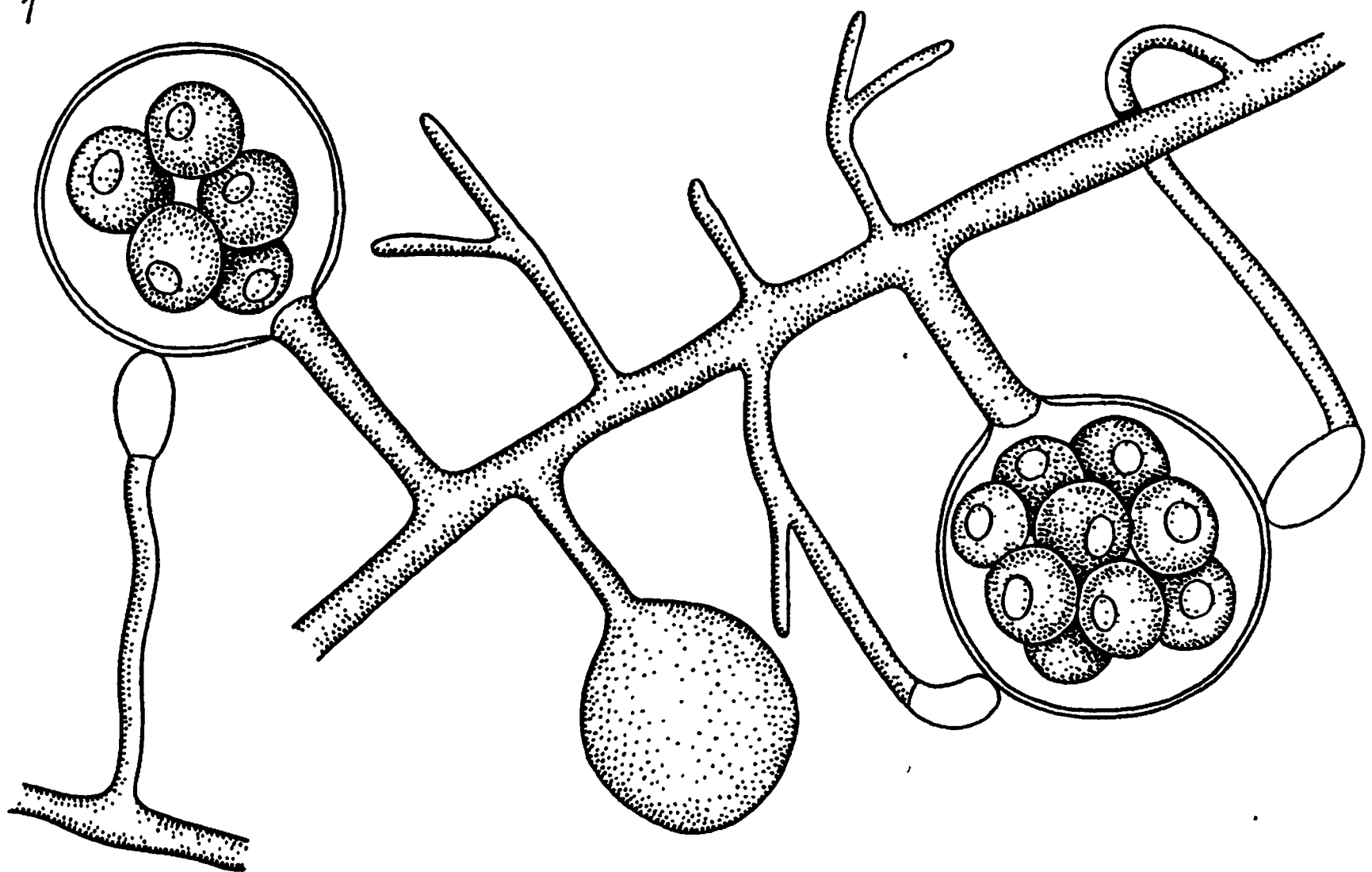
Вид *A. debaryana* морфологически близок к *A. prolifera*, *A. diffusa*, *A. americana*.

Имеются данные по спорообразованию (Mucke, 1908) и физиологии (Armbruster, Weisenseel, 1983).

9. *Achlya diffusa* Harvey ex Johnson, The genus *Achlya* : 64, 1956; *A. diffusa* Harvey, 1942, nom. invalid, sine descr. lat.

Икон.: Harvey, J. Elisha Mitchell Sci. Soc. 1942, 58, tab. 6, fig. 4—8 (iconotyp.); Johnson, l.c. 1956, pl. 13, A—H.

1



2

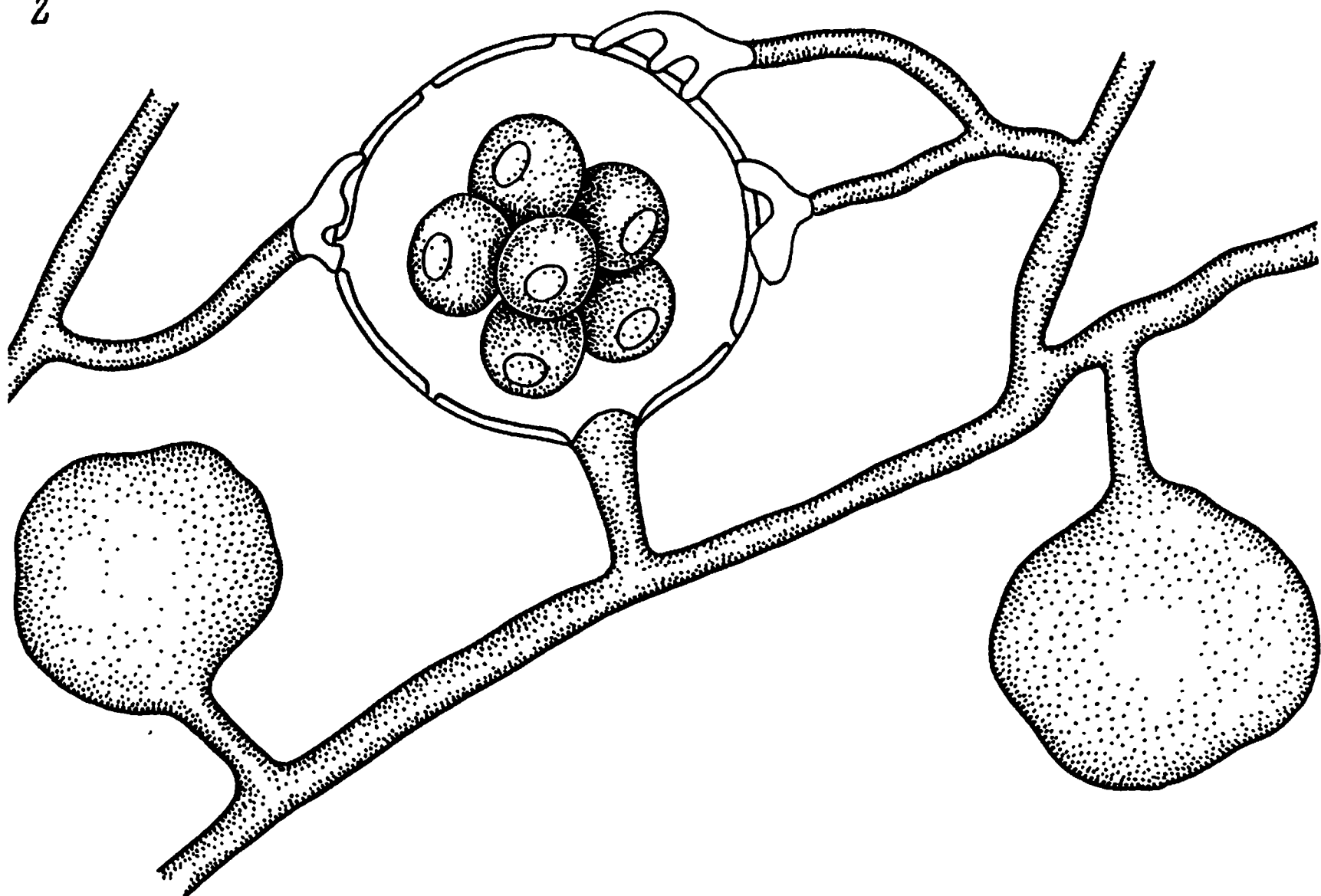


Таблица IV

1 — *Achlya debaryana* Humphrey, 2 — *A. diffusa* Harvey ex Johnson.

Колонии тяжевидно-войлочные. Гифы 30—80(100) мкм диам. у основания, слабоветвящиеся, утончающиеся к вершине. Геммы немногочисленные, но в культуре встречаются почти всегда, цилиндрические, веретеновидные, иногда неправильной формы, одиночные или в легко распадающихся цепочках. Зооспорангии многочисленные, нитевидные, булабовидные, пролиферирующие, (200)500—700(1000) × (15)25—40(60) мкм, расположены симподиально, реже цимозно и в базипетальной последовательности. Зооспорообразование по ахлиоидному типу, иногда по апланоидному. Цисты 10—14 мкм диам. Оогонии многочисленные, латеральные на ножке, реже интеркалярные, шаровидные, яйцевидные, грушевидные, иногда с 1—2 выпячиваниями, (30)50—90(150) мкм диам. Оболочка у мелких оогониев без пор, у крупных, как правило, с многочисленными порами. Оогониальная ножка прямая, иногда слегка согнута, до 300 мкм дл., иногда отсутствует и тогда оогонии сидячие. Антеридии диклинные, реже моноклинные, 1—3(7) у оогония; антеридиальная ветвь длинная, разветвленная; антеридиальная клетка сосисковидная, трубковидная, иногда неправильной формы, соприкасается с оогонием своей боковой частью или выростами. Ооспоры шаровидные, эксцентрические, 1—6 в мелких оогониях и до 24 в крупных, 15—40 мкм диам. Прорастание не известно. В культуре часто встречаются крупные, 100—250 мкм диам. шаровидные образования, напоминающие абортивные оогонии, иногда пролиферирующие (табл. IV, 2).

Сапротрофы в водоемах с пресной водой и в сырой почве; паразиты рыб.

Европ. ч. (Краснодар.). — Кавказ (Грузия). — Европа (Великобритания, Исландия, Словакия, Чехия), Сев. Америка (США), Центр. Америка (Пуэрто-Рико).

10. *Achlya dubia* Coker, The Saprolegniaceae : 135, 1923.

Икон.: Coker, l.c. 1923, tab. 49 (iconotyp.); Johnson, The genus *Achlya*, 1956, pl. 10, A—C.

Колонии войлочные, тяжевидно-войлочные. Гифы слаборазветвленные, 50—60(80) мкм диам. у основания. Геммы многочисленные, цилиндрические, булабовидные, веретеновидные, терминальные или интеркалярные, одиночные, реже в коротких легко распадающихся цепочках. Зооспорангии многочисленные, веретеновидные, нитевидные, булабовидные, 130—250(300) × 10—40(60) мкм, располагаются симподиально, нередко в базипетальной последовательности. Зооспорообразование по ахлиоидному, траустотекоидному или диктиоидному типу. Циста 10—12 мкм диам. Оогонии многочисленные, шаровидные, грушевидные, (25)50—60(90) мкм диам., латеральные на ножке, реже терминальные. Оболочка желтоватая, гладкая, поры встречаются иногда в местах соприкосновения с антеридием. Оогониальная ножка прямая или слегка изогнута, 100—120 мкм дл. Антеридии диклинные, реже моноклинные и андрогинные, 1—3 у оогония; антеридиальная ветвь иногда разветвленная; антеридиальная клетка сосисковидная, булабовидная, трубковидная, соприкасается с оогонием боковой частью, как

бы плотно охватывая его. Ооспоры шаровидные, эксцентрические, (1)3—6(15) в оогонии, (15)20—30(35) мкм диам. Прорастание не известно (табл. V).

Сапротрофы на растительных остатках и мертвых насекомых в водоемах с пресной водой, в сырой почве.

Европ. ч. (р. Волга, Лен.). — Ср. Азия (Узбекистан). — Европа (Германия), Азия (Индия), Сев. Америка (США), Центр. Америка (Пуэрто-Рико), Юж. Америка (Бразилия), Африка (Нигерия).

Траустотекоидный тип зооспорообразования у вида *A. dubia* побудил к выделению у рода *Achlya* подрода *Thraustochlya* (Coker, 1923). Позже (Alabi, 1927) было установлено, что тип зооспорообразования у этого вида зависит от температуры культивирования гриба: при температуре выше 35 °C образуются зооспоры по типу *Thraustotheca*, а при более низкой — по типу *Achlya*. В Индии был обнаружен изолят, выделенный в разновидность *A. dubia* Coker var. *pigmenta* Chauduri et Kochhar (1935). По описанию она оказалась идентичной *A. klebsiana* Pieters (Johnson, 1956).

11. *Achlya flagellata* Coker, Saprolegniaceae : 116, 1923; *A. debaryana* Humphrey var. *intermedia* Minden, 1912; *A. imperfecta* Coker, 1923; *A. flagellata* Coker var. *yezoensis* Ito et Nagai, 1931; *A. androcomposita* Hamid, 1942.

Икон.: Coker, l.c. 1923, tab. 37 (iconotyp.); Johnson, The genus *Achlya*, 1956, pl. 18, A—J.

Колонии тяжевидно-войлочные. Гифы 25—80(115) мкм диам. у основания, умеренно разветвленные. Геммы многочисленные, нитевидные, реже грушевидные или неправильной формы, терминальные или интеркалярные, одиночные или в цепочке. Зооспорангии многочисленные, веретеновидные или ладьевидные, реже нитевидные, прямые или слегка согнутые, (100)300—600(1100) × (15)25—40(85) мкм, располагаются симподиально, в базипетальной последовательности, реже цимозно. Зооспорообразование, как правило, по ахлиоидному типу, реже по апланоидному или диктиоидному. Цисты 8—11 мкм диам. Оогонии многочисленные, латеральные на ножке, редко терминальные или интеркалярные, шаровидные, грушевидные, иногда асимметричные, (25)40—70(135) мкм диам. Оболочка с порами по всей поверхности или только в местах соприкосновения с антеридием. Оогониальная ножка короткая, прямая, редко слегка согнута или разветвлена. Антеридии диклинные, редко моноклинные или андрогинные, 2—4(7) у оогония; антеридиальная ветвь длинная, тонкая, разветвленная; антеридиальная клетка сосисковидная, булабовидная, соприкасается с оогонием своей боковой частью или небольшими выростами. Часто в культуре встречаются тонкие гифы, окружающие оогоний, но не несущие на конце антеридиальных клеток. Ооспоры шаровидные, реже эллипсоидальные, эксцентрические, (1)5—12(30) в оогонии, 20—30 мкм диам. Прорастает короткой гифой, образующей на конце мелкий зооспорангий (табл. VI, 1).

Сапротрофы на растительных остатках в водоемах с пресной водой, в почве и воде рисовых полей; паразиты проростков риса и пшеницы, рыб.

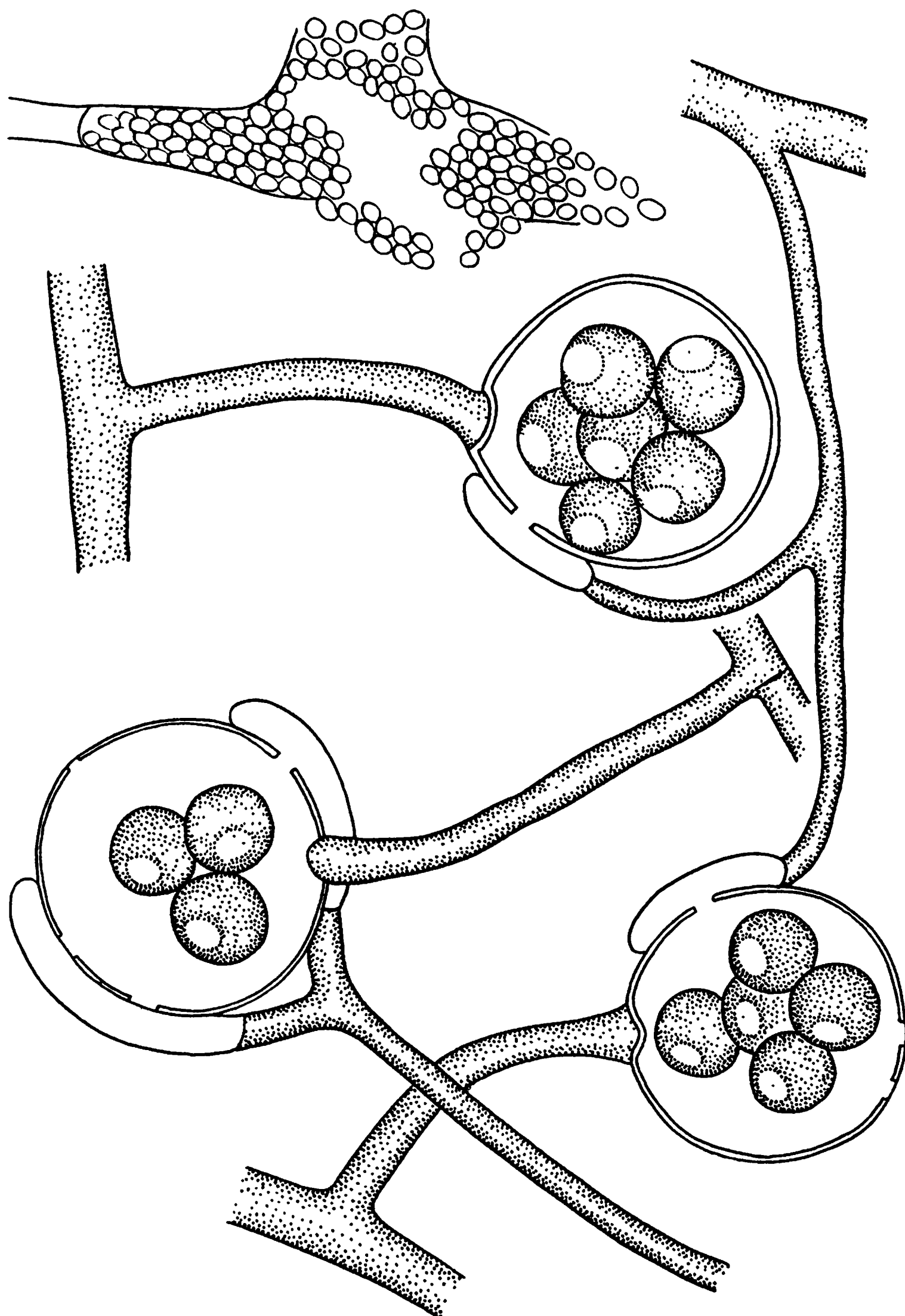
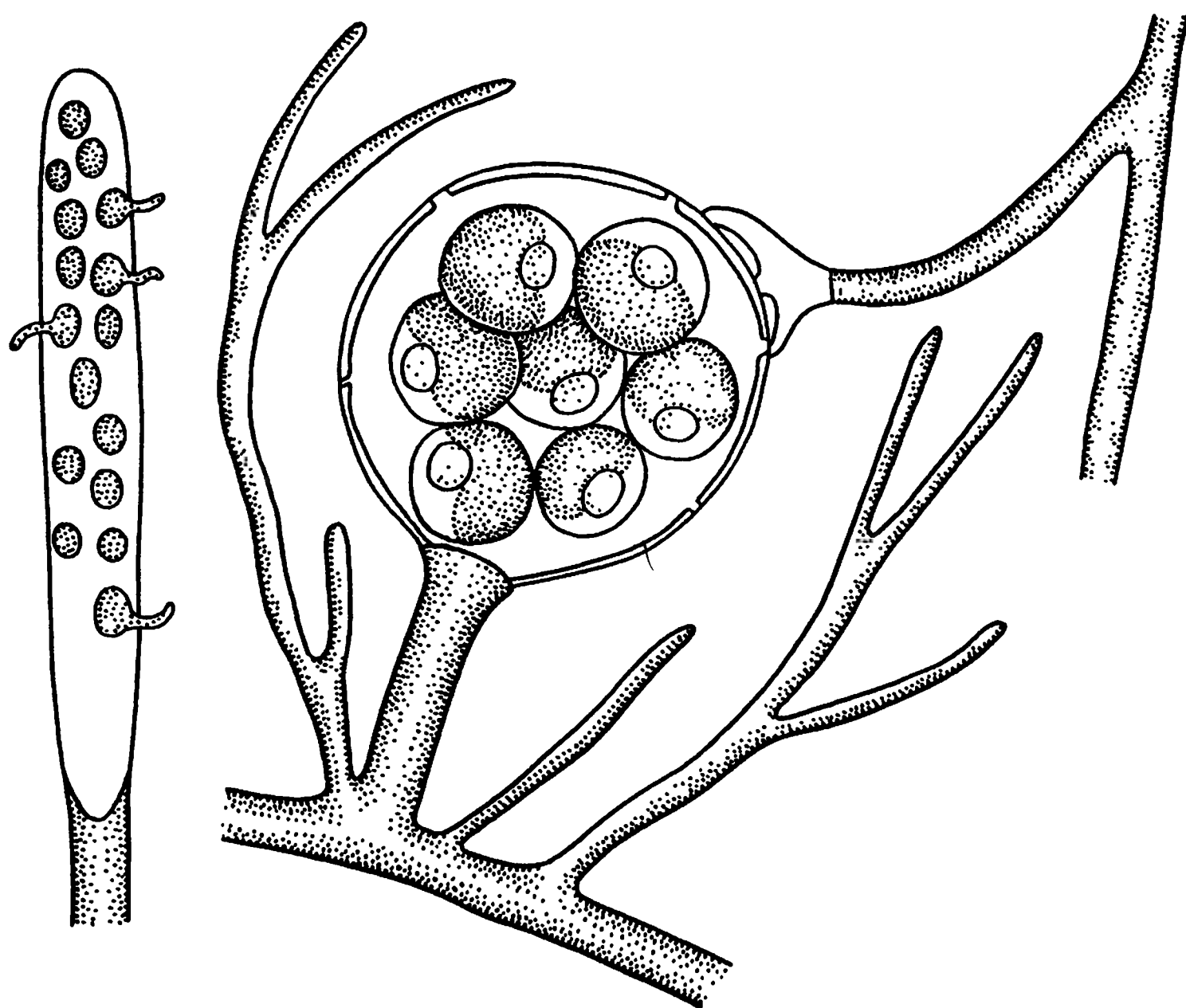


Таблица V
Achlya dubia Coker.

1



2

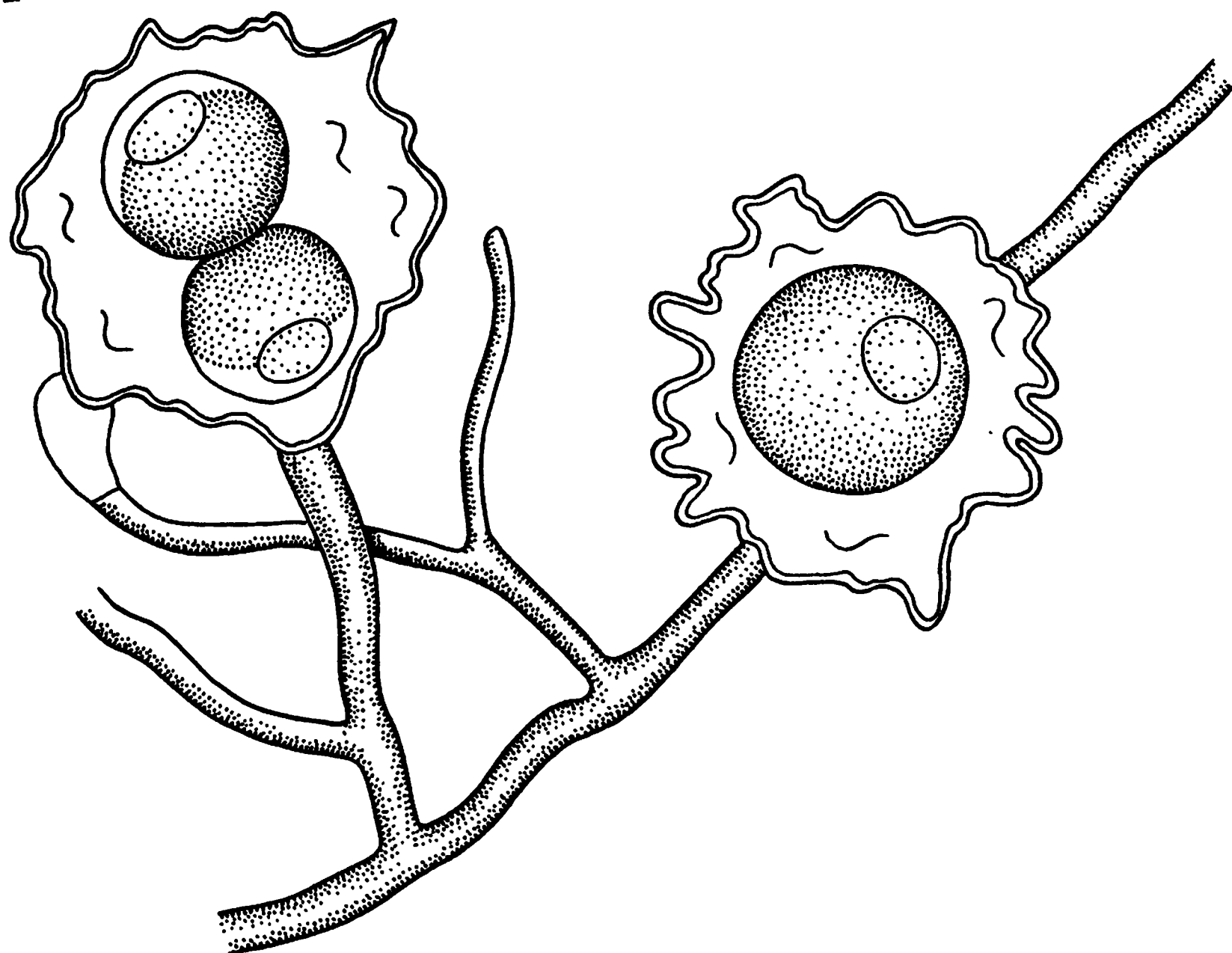


Таблица VI

1 — *Achlya flagellata* Coker; 2 — *A. glomerata* Coker.

Европ. ч. (р. Волга, Лен.). — Латвия, Украина, Кавказ (Азербайджан, Армения, Грузия), Ср. Азия (Туркмения, Узбекистан). — Европа (Великобритания, Германия, Дания, Польша, Словакия, Чехия), Азия (Индия, Китай, Япония), Сев. Америка (Мексика, США), Центр. Америка (Куба, Панама, Пуэрто-Рико, Тобаго, Тринидад), Юж. Америка (Бразилия), Австралия.

Вид морфологически близок к *A. polyandra*.

Изучались цитология гаметангиогенеза (Wolf, 1938), факторы, влияющие на рост мицелия (Clausz, 1979), изменение структур бесполого размножения (Barbier, 1977), а также экология гриба (Suzuki, 1961).

12. *Achlya glomerata* Coker, Mycologia, 4 : 325, 1912.

Икон.: Coker, l.c. 1912, tab. 79 (iconotyp.); Johnson, The genus *Achlya*, 1956, pl. 3, C—G.

Колонии войлочные, тяжевидно-войлочные. Гифы 35—70 мкм диам. у основания, слабоветвящиеся. Геммы немногочисленные, грушевидные, веретеновидно-цилиндрические, одиночные или в короткой, легко распадающейся цепочке. Зооспорангии многочисленные, нитевидные, веретеновидные, реже булавовидные, 100—200(300) × 20—30(40) мкм, располагаются симподиально, реже цимозно. Зооспорообразование по ахлиоидному типу, иногда по апланоидному. Цисты 9—11 мкм диам. Оогонии многочисленные, латеральные на ножке, интеркалярные, шаровидные, грушевидные, 25—40(60) мкм диам. Оболочка без пор, густобородавчатая или покрыта тупоконечными шипами до 3—5 мкм дл., редко гладкая. Оогониальная ножка 250—300 мкм дл., прямая, извилистая, иногда крючковидно или спирально изогнута, возможны 1—3 коротких тонких ответвления. Антеридии андрогинные, реже моно- или диклинные, 1—2 у небольшого количества оогониев; антеридиальная ветвь тонкая, часто разветвленная; антеридиальная клетка булавовидная, соприкасается с оогонием своей верхушечной частью. Ооспоры шаровидные, эксцентрические, 1—2(4) в оогонии, 15—25 мкм диам. часто развиваются партеногенетически. Прорастает ооспора тонкой гифой, несущей на конце мелкий зооспорангий (табл. VI, 2).

Сапротрофы на растительных и животных остатках в водоемах с пресной водой, во влажной почве.

Дальн. Восток (Примор.). — Украина. — Европа (Германия, Польша, Словакия, Чехия), Сев. Америка (США).

Было высказано предположение о выделении *A. glomerata* в подрод *Glomerachlya* (Coker, 1923). Сюда же присоединялись морфологически близкие виды *A. crenulata* и *A. abortiva*.

13. *Achlya hypogyna* Coker et Pemberton, Bot. Gaz. 45 : 194, 1908.

Икон.: Coker, Saprolegniaceae, 1923, tab. 29, 30 (iconotyp.); Johnson, The genus *Achlya*, 1956, pl. 2, J—P.

Колонии пушистые, плотнопушистые. Гифы слабо разветвленные, тонкие, около 35 мкм диам. у основания. Геммы немногочисленные, шаровидные, грушевидные, нитевидные, одиночные или в цепочке, могут функционировать как зооспорангии. Зооспорангии чаще немного-

численные, нитевидные, булавовидные, прямые или слегка изогнутые, иногда неправильной формы, $(90)100-250(480) \times 15-25(40)$ мкм, располагаются чаще симподиально. Зооспорообразование по ахлиоидному типу, иногда по диктиоидному или апланоидному. Цисты 10—12 мкм диам. Оогонии чаще многочисленные, латеральные на ножке, шаровидные, бочонковидные, иногда неправильной формы, $(20)40-50(90)$ мкм диам., встречается пролиферация. Оболочка без пор, с пальцевидными выростами разной длины, реже с равномерно расположенными туповершинными шипами, иногда гладкая. Оогониальная ножка до 120 мкм дл., прямая или изогнутая. Антеридии гипогинные, редко андрогинные, моноклинные, 1—3 у оогония; антеридиальная ветвь, если имеется, то короткая, неразветвленная; антеридиальная клетка грушевидная, булавовидная, соприкасается с оогонием своей верхушечной частью. Ооспоры шаровидные, центрические, субцентрические, 1—5 (9) в оогонии, 20—35 мкм диам., иногда эллипсоидальные, тогда 45×57 мкм., могут развиваться партеногенетически. Прорастает ооспора тонкой гифой, несущей на вершине мелкий зооспорангий (табл. VII, 1).

Сапротрофы на растительных остатках и мертвых насекомых в водоемах с пресной водой и в почве.

Европ. ч. (Лен.), Зап. Сибирь (Алт.), Дальн. Восток (Примор.). — Украина, Кавказ (Азербайджан, Грузия), Ср. Азия (Узбекистан). — Европа (Германия, Польша, Словакия, Чехия), Азия (Индия, Китай), Сев. Америка (США).

А.А. Милько (1983) выделил разновидность *A. hypogyna* Coker et Remberton var. *mucronata* (Ziegler) Milko, изучив типовые культуры MWD 122a и MWD 128a, полученные им из Великобритании, соответственно как типовые *A. mucronata* Ziegler и *A. benekei* Furtado, установив при этом их тождественность между собой. *A. hypogyna*, *A. mucronata* и *A. benekei* занимался Дик (Dick, 1969b) и пришел к выводу, что все это полиморфный вид *A. hypogyna*.

Изучались цитология и биология *A. hypogyna* (Cooper, 1929; Ziegler, 1948; Clausz, 1966, 1968).

14. *Achlya inflata* Coker, J. Elisha Mitchell Sci. Soc. 42 : 211, 1927; *A. abortiva* Coker et Braxton f. *normalis* Coker, 1927.

Икон.: Coker, l.c. 1927, tab. 29 (iconotyp.); Johnson, The genus *Achlya*, 1956, pl. 11, C—E.

Колонии тяжевидно-войлочные. Гифы умеренно разветвленные, 40—70 мкм диам. у основания. Геммы немногочисленные, нитевидные, веретеновидные, иногда шаровидные или неправильной формы. Зооспорангии малочисленные, нитевидные, веретеновидные, прямые или слегка согнутые, $(75)200(800) \times (14)35(50)$ мкм, расположены симподиально. Зооспорообразование по ахлиоидному типу. Цисты 10—12 мкм диам. Оогонии многочисленные, латеральные на ножке, редко терминальные или интеркалярные, шаровидные, грушевидные, $(50)120-150(180)$ мкм диам., иногда пролиферирующие. Оболочка с порами, гладкая, иногда с несколькими пальцевидными или сосочковидными выростами, расположенными вблизи оогониальной ножки. Оогониальная ножка прямая или изогнутая, до 600 мкм дл. Антеридии диклинные,

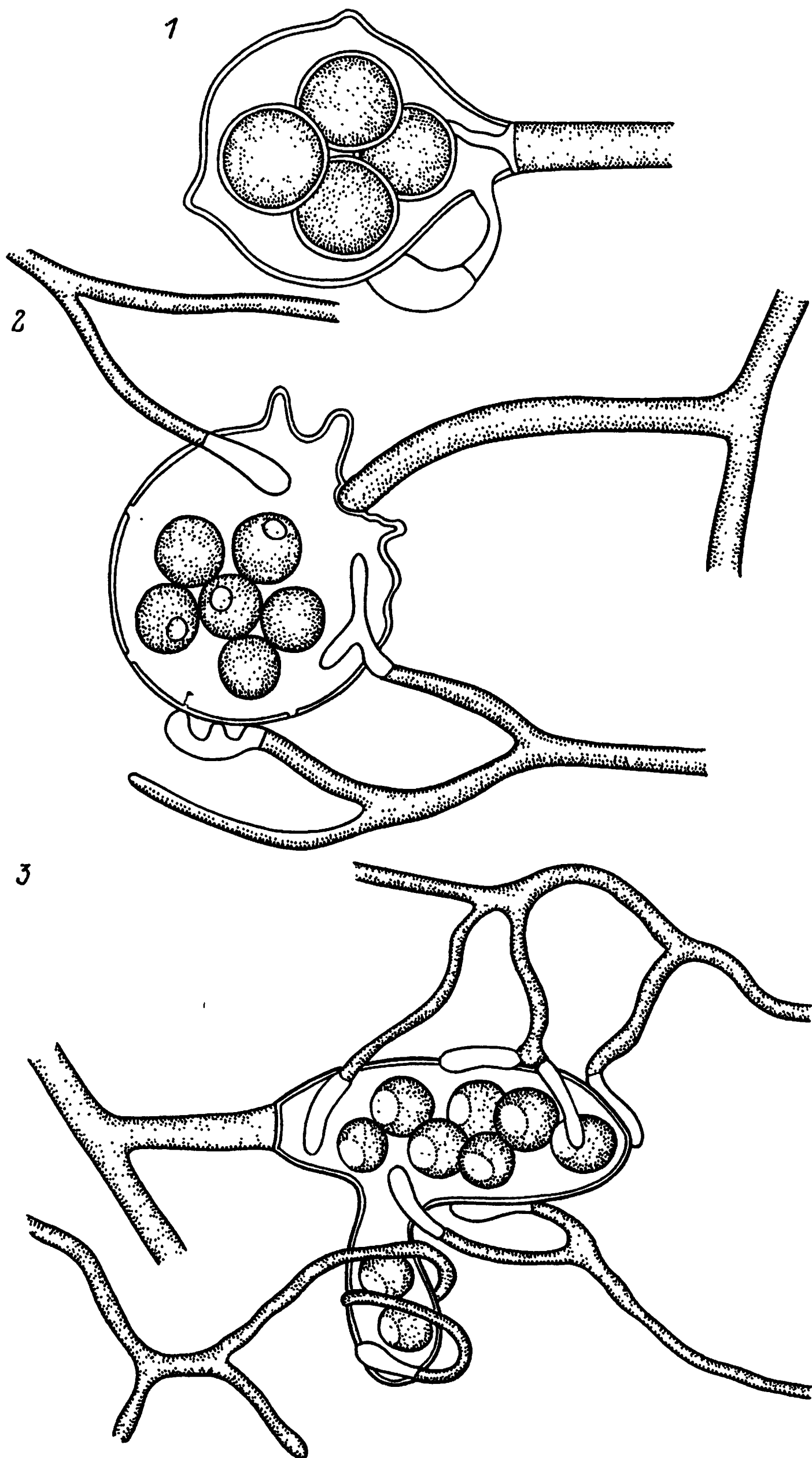


Таблица VII

1 — *Achlya hypogyna* Coker et Pemberton; 2 — *A. inflata* Coker; 3 — *A. intricata* Beneke.

2—7 у оогония; антеридиальная ветвь тонкая, слабая; антеридиальная клетка сосисковидная, трубковидная, иногда разветвленная, соприкасается с оогонием своей боковой поверхностью или выростами. Ооспоры шаровидные, эксцентрические, (1)6—12(24) в оогонии, 20—40 мкм диам. Прорастание не известно (табл. VII, 2).

Сапротрофы на растительных остатках в водоемах с пресной водой. Дальн. Восток (Примор.). — Сев. Америка (США).

15. *Achlya intricata* Beneke, J. Elisha Mitchell Sci. Soc. 64 : 261, 1948.

Икон.: Beneke, l.c. 1948, tab. 29 (iconotyp.); Johnson, The genus *Achlya*, 1956, pl. 11, A, B.

Колонии стелющиеся, плоско распростерты. Гифы слабоветвящиеся, 50—130 мкм диам. у основания. Геммы многочисленные, нитевидные, неправильной формы, одиночные или в цепочке, прорастают тонкой гифой, с веретеновидным спорангием на конце. Зооспорангии малочисленные, веретеновидные или ладьевидные, (50)225—380(680) × (15)20—35(50) мкм, расположены симподиально, иногда в базипетальной последовательности. Зооспорообразование по ахлиоидному типу, иногда по апланоидному. Цисты 11—13 мкм диам. Оогонии малочисленные, часто недоразвитые, терминальные, редко латеральные на ножке, широконитевидные, дольчатые, неправильной формы 50—200 × 17—85 мкм, с крупными выпуклостями до 115 мкм дл. Оболочка гладкая, поры встречаются только в местах соприкосновения с антеридием. Оогониальная ножка толстая, до 800 мкм диам. Антеридии диклинные, 5—10 у оогония; антеридиальная ветвь тонкая, длинная, разветвленная, охватывает оогоний и оогониальную ножку, обвиваясь вокруг них; антеридиальная клетка короткотрубковидная, иногда разветвленная, как бы с выростами, соприкасается с оогонием, как правило, своей верхушечной частью. Ооспоры эллипсоидальные, эксцентрические, 2—30 в оогонии, (15)20—25(45) мкм диам. Прорастает ооспора короткой тонкой гифой, несущей на конце мелкий зооспорангий (табл. VII, 3).

Сапротрофы на растительных остатках (часто на ветках боярышника) в водоемах с пресной водой.

Европ. ч. (Твер. — оз. Селигер). — Кавказ (Грузия), Ср. Азия (Узбекистан). — Сев. Америка (США).

Изучалось влияние осмотического давления на процесс зооспорообразования (Money, Webster, 1985).

16. *Achlya klebsiana* Pieters, Bot. Gas. 60 : 486, 1915; *A. oryzae* Ito et Nagai, 1931; *A. klebsiana* Pieters var. *indica* Chaudhuri et Lotus, 1936; *A. michiganensis* Johnson, 1950.

Икон.: Pieters, l.c. 1915, tab. 21, fig. 1—4 (iconotyp.); Johnson, The genus *Achlya*, 1956, pl. 15, A—E.

Колонии войлочно-подушковидные. Гифы слабоветвящиеся, шиловидные, 20—80 мкм диам. у основания. Геммы многочисленные, булавовидные, цилиндрические, 100—200 × 35—45 мкм, одиночные, иногда располагаются плотной цепочкой. Зооспорангии многочисленные, терминальные, удлинено-веретеновидные, (200)300—450(650) ×

(15)25(35) мкм, расположены симподиально, реже цимозно и в базипетальной последовательности и иногда снабженные одной или несколькими выводными трубками или порами, находящимися в базальной части зооспорангия. Зооспорообразование по ахлиоидному типу, редко по апланоидному. Цисты 10—12 мкм диам. Оогонии многочисленные, терминальные или латеральные на ножке, шаровидные, грушевидные, (25)50(80) мкм диам. Оболочка гладкая, без пор. Оогониальная ножка прямая, неразветвленная, 25—300 мкм дл. Антеридии диклинные, редко моноклинные, 1—3 у оогония; антеридиальная ветвь ровная, иногда закрученная, разветвленная; антеридиальная клетка мешковидная, иногда разветвленная, широко соприкасается с оогонием, как бы расплющиваясь, охватывая его. Ооспоры шаровидные, овальные, эксцентрические, 1—10 в оогонии, 20—25(45) мкм диам. Прорастает ооспора тонкой гифой, несущей на конце мелкий веретеновидный зооспорангий (табл. VIII, 1).

Сапротрофы в водоемах с пресной водой, в сырой почве, болотах, паразиты рыб, насекомых, нематод и проростков риса.

Европ. ч. (Астрах. — дельта Волги, Лен.), Дальн. Восток (Примор.). — Украина, Кавказ (Азербайджан, Грузия). — Европа (Великобритания, Дания, Словакия, Чехия), Азия (Индия, Ирак, Япония), Сев. Америка (США), Центр. Америка (Куба, Пуэрто-Рико), Юж. Америка (Бразилия, Перу).

A. klebsiana морфологически близок к видам *A. debaryana* и *A. prolifera*, А.А. Милько (1983) считает его синонимом последнего. По нашим наблюдениям, *A. klebsiana* отличается от *A. prolifera* более тонкими гифами, как правило, ровными антеридиальными ветвями и отсутствием пор в оболочке оогония.

Были изучены экологические особенности *A. klebsiana*: развитие на семенах разных растений (Ristanović, Ritter-Studnicka, 1970) и отношение к температуре (Chowdhry, Aggarwal, 1980).

17. *Achlya megasperma* Humphrey, Trans. Amer. Philos. Soc. 17 : 118, (1892) 1893.

Икон.: Humphrey, l.c. 1893, tab. 18, fig. 74—77 (iconotyp.); Johnson, The genus *Achlya*, 1956, pl. 8, G—J.

Колонии войлочные. Гифы слабоветвящиеся, 50—115 мкм диам. у основания. Геммы многочисленные, нитевидные, веретеновидные, булабовидные, иногда неправильной формы, одиночные или в коротких цепочках. Зооспорангии многочисленные, нитевидные, булабовидные, веретеновидные, (100)200—500(1000) × 20—50 мкм, расположены симподиально, реже цимозно и в базипетальной последовательности. Зооспорообразование по ахлиоидному типу. Цисты 10—14 мкм диам. Оогонии многочисленные, латеральные на ножке, реже терминальные, шаровидные, яйцевидные, иногда с верхушечным выростом, (45)70—90(150) мкм диам. Оболочка без пор и выростов, внутренний слой иногда неровный, волнистый. Оогониальная ножка прямая или слегка дуговидно изогнута, 150—250 мкм дл. Антеридии диклинные, реже моноклинные или андрогинные, 2—5 у оогония; антеридиальная ветвь

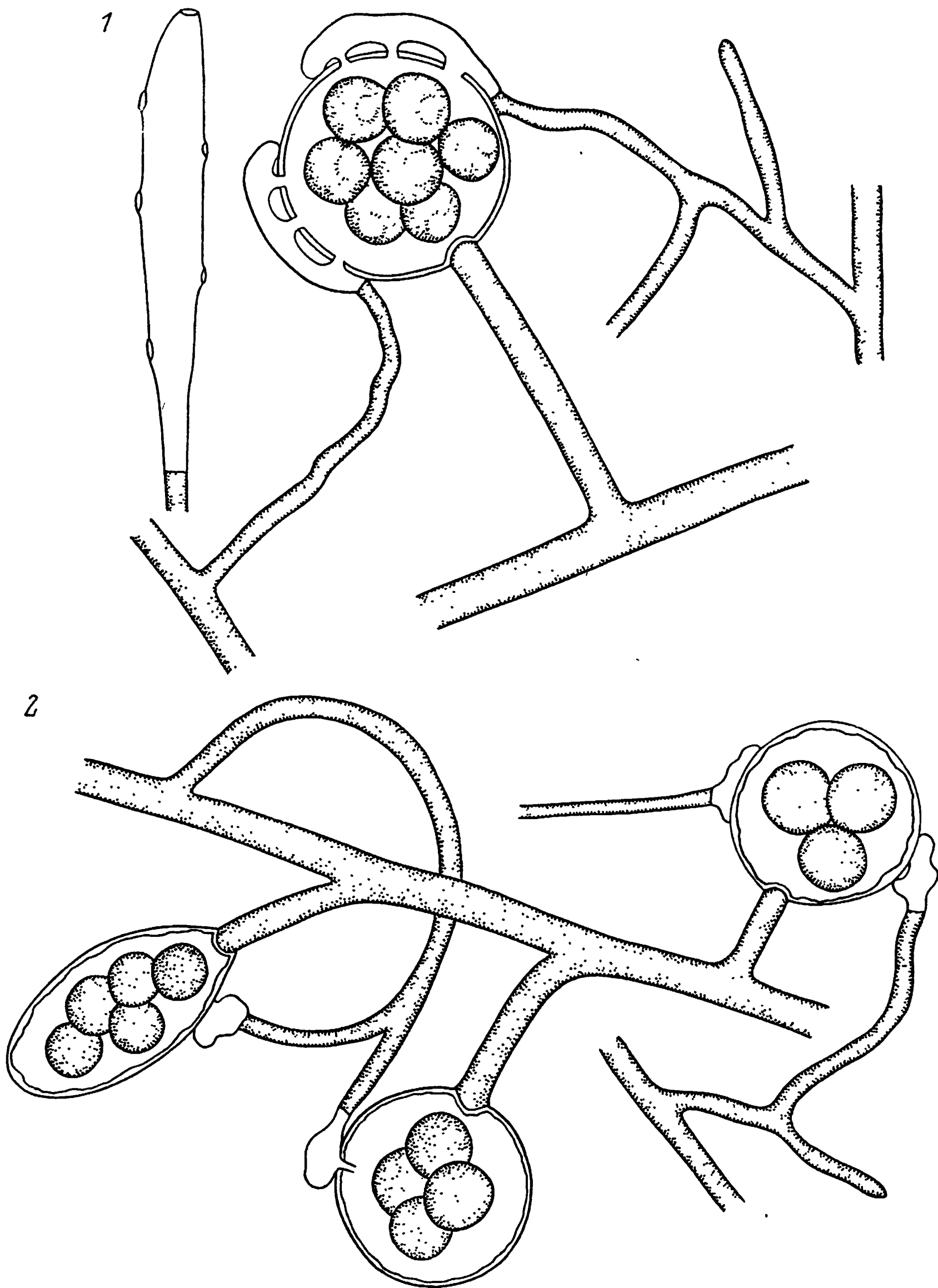


Таблица VIII

1 — *Achlya klebsiana* Pieters; 2 — *A. megasperma* Humphrey.

тонкая, иногда разветвленная; антеридиальная клетка сосисковидная, булавовидная, соприкасается с оогонием своей боковой частью, на которой могут возникать выросты. Ооспоры шаровидные, субцентрические, 2—4(12) в оогонии, (35)45—50(65) мкм диам. Прорастание не известно (табл. VIII, 2).

Сапротрофы на растительных и животных остатках в водоемах с пресной водой, часто при температуре воды 10—12 °С.

Дальн. Восток (Примор.). — Молдова. — Европа (Великобритания, Германия), Азия (Индия, Япония), Сев. Америка (США), Центр. Америка (Куба).

Для вида *A. megasperma* характерны самые крупные в этом роде ооспоры.

18. *Achlya oblongata* d By., Bot. Zeit. 46 : 646, 1888; *A. oblongata* d By. var. *globosa* Humphrey, 1892 (1893); *A. oblongata* d By. var. *gigantica* Forbes, 1935.

Икон.: De Bary, l.c. 1888, tab. 10, fig. 7—9 (iconotyp.); Humphrey, Trans. Amer. Philos. Soc. 1893, 17, tab. 19, fig. 87—91; Forbes, Trans. Brit. Mycol. Soc. 1935, tab. 8, fig. 3; Johnson, The genus *Achlya*, 1956, pl. 5, E—J.

Колонии войлочные. Гифы слабоветвящиеся, 50—70(120) мкм диам. у основания. Геммы многочисленные, нитевидные, грушевидные, неправильной формы, одиночные или в короткой цепочке, могут функционировать как зооспорангии. Зооспорангии немногочисленные, нитевидные, веретеновидные, реже булавовидные, прямые или слегка согнутые, (100)150—200(325) × (15)20—30(45) мкм, расположены симподиально, реже цимозно. Зооспорообразование по ахлиоидному типу, реже по апланоидному. Цисты 8—10 мкм диам. Оогонии многочисленные, латеральные на ножке, реже терминальные или интеркалярные, овальные, шаровидные, яйцевидные, грушевидные, иногда с апикальным сосочковидным выступом, (60)80—150(250) × 50—90(120) мкм, иногда абортивные, тогда пролиферирующие. Оболочка гладкая, без пор. Оогониальная ножка прямая или слегка изогнутая, 200—250 мкм дл. Антеридии диклинные, 2—5 у оогония; антеридиальная ветвь тонкая, слабая, иногда разветвленная; антеридиальная клетка сосисковидная, иногда разветвленная, соприкасается с оогонием своей боковой частью, иногда образуя аппрессории. Ооспоры шаровидные, субцентрические, (1)8—20(40) в оогонии, 20—30(55) мкм диам., часто с толстой (до 2 мкм) и бурой оболочкой. Прорастание не известно (табл. IX, 2).

Сапротрофы в лесных мелких водоемах, рыбоводческих прудах, паразиты рыб.

Европ. ч. (Карелия, Лен.). — Украина, Ср. Азия (Узбекистан). — Европа (Великобритания, Германия, Франция, Словакия, Чехия), Азия (Япония), Сев. Америка (США), Австралия.

19. *Achlya oligacantha* d By., Bot. Zeit. 46 : 647, 1888; *A. oligacantha* d By. var. *brevispina* Schkorbatov, 1923.

Икон.: De Bary, l.c. 1888, tab. 10, fig. 1 (iconotyp.); Johnson, The genus *Achlya*, 1956, pl. 8, A—F.

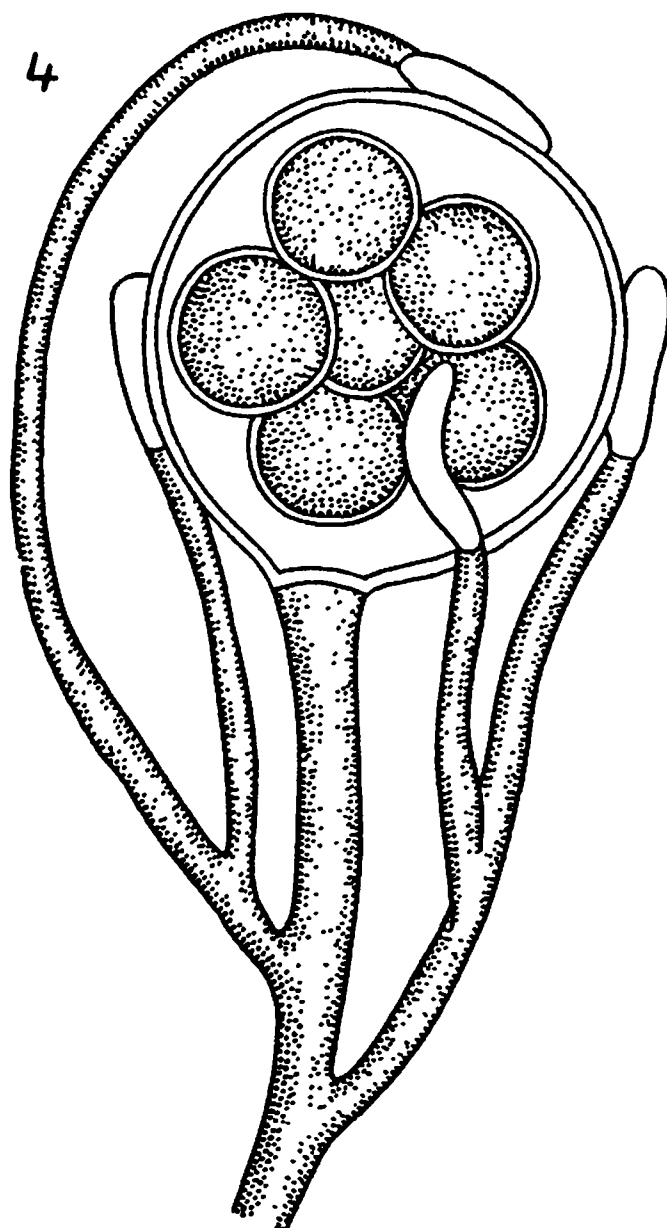
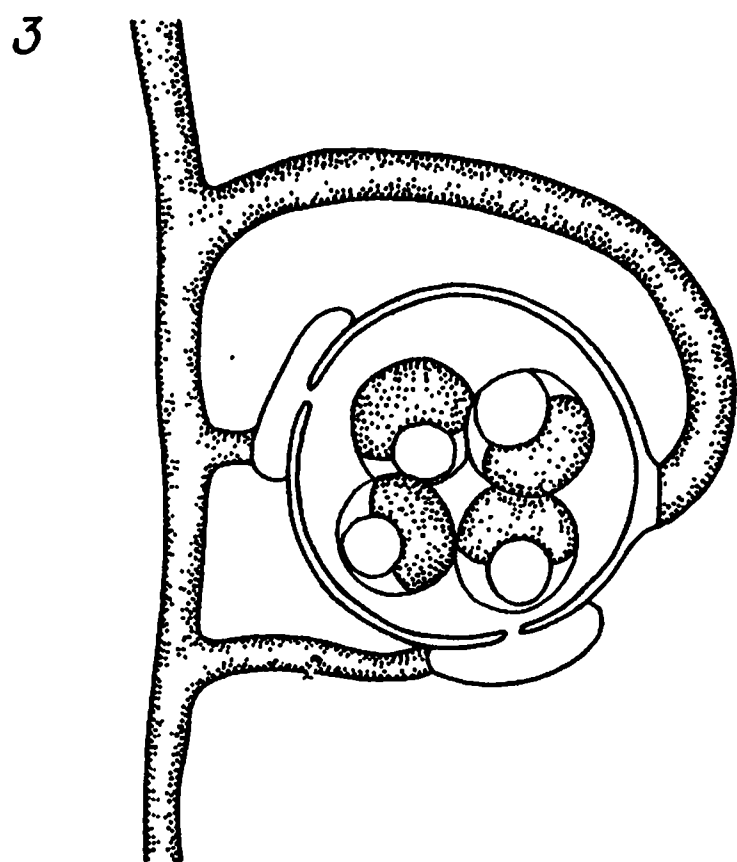
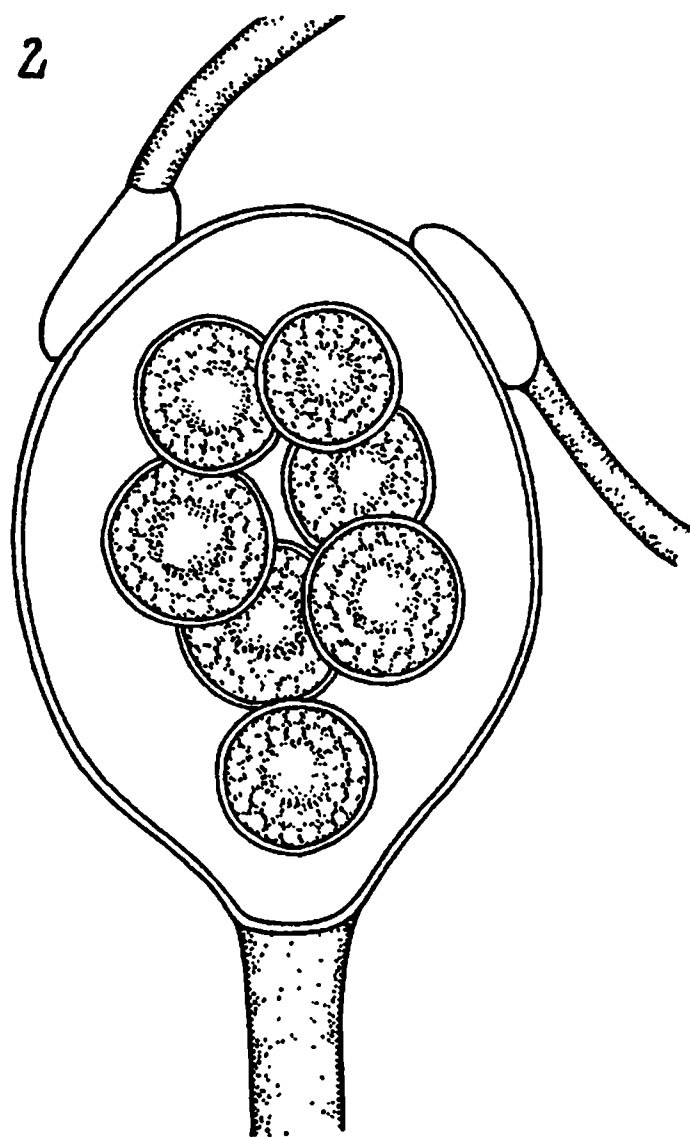
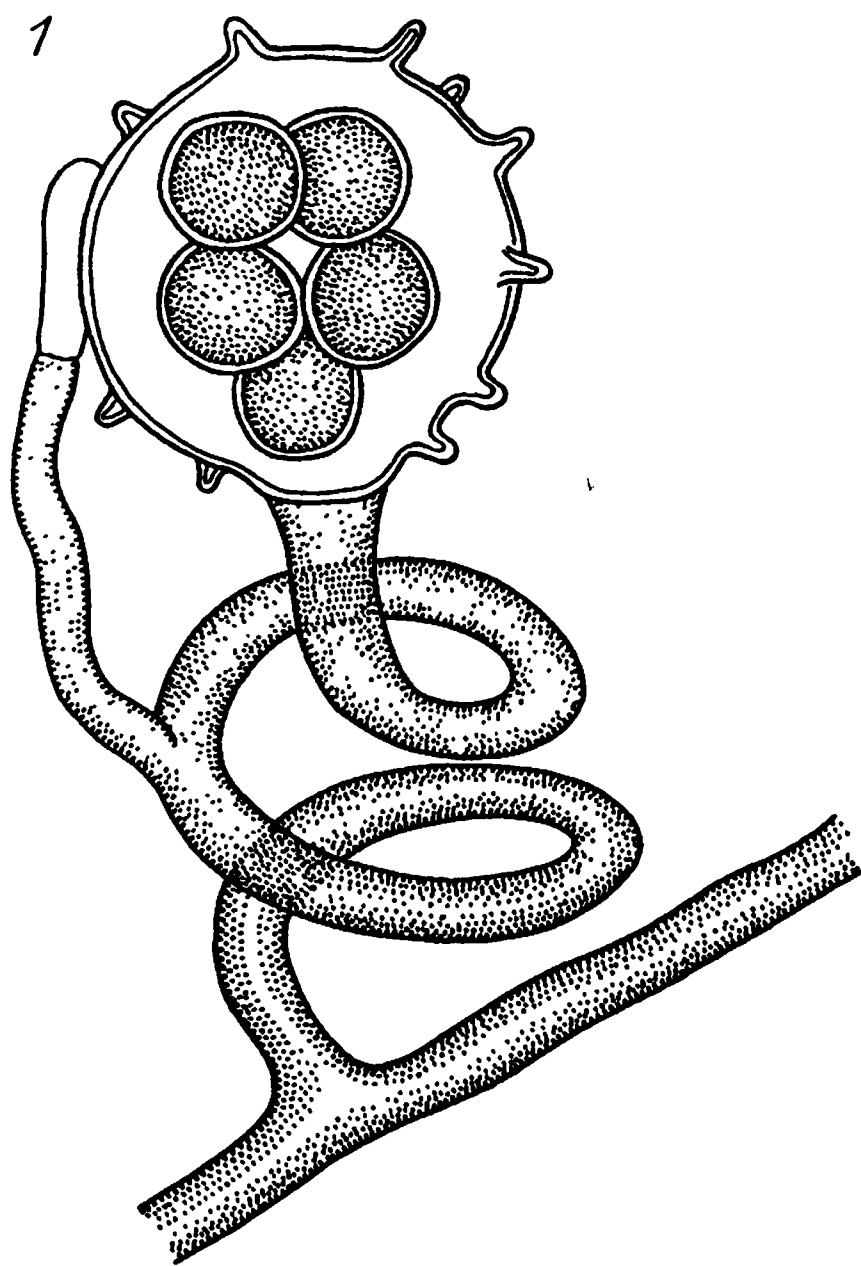


Таблица IX

1 — *Achlya oligacantha* d By.; 2 — *A. oblongata* d By.; 3 — *A. orion* Coker et Couch;
4 — *A. polyandra* Hildebr.

Колонии войлочные, разреженные. Гифы разветвленные ближе к вершине, 30—80(120) мкм диам. у основания. Геммы малочисленные, грушевидные, веретеновидные, цилиндрические, одиночные, редко по 2—3 в цепочке. Зооспорангии малочисленные, нитевидные, веретеновидные, 350—700(800) × 25—40(60) мкм, формируются симподиально. Зооспорообразование по ахлиоидному типу. Цисты 10—12 мкм диам. Оогонии многочисленные, шаровидные, реже грушевидные, яйцевидные, латеральные на ножке, реже интеркалярные, 50—120 мкм диам. Оболочка гладкая, без пор, иногда с несколькими мелкими бугорчатыми или коническими выступами-шипами. Оогониальная ножка изогнутая, спиралевидно закрученная, реже прямая. Антеридии моноклинные, реже андрогинные или диклинные, 1—4 у оогония; антеридиальная ветвь упругая, иногда разветвленная; антеридиальная клетка булабовидная, грушевидная, иногда неправильной формы, разветвленная, соприкасается с оогонием расширенной верхушечной частью, реже боковой частью. Ооспоры шаровидные, центрические, иногда субцентрические, (1)10—14(28) в оогонии, (15)20—25(45) мкм диам. Прорастание не известно (табл. IX, 1).

Сапротрофы на растительных остатках и мертвых насекомых в водоемах с пресной водой, в сырой почве.

Европ.ч. (Лен.), Дальн. Восток (Примор.). — Латвия, Украина. — Европа (Великобритания, Германия, Дания, Нидерланды, Польша, Словакия, Чехия), Азия (Япония), Сев. Америка (США), Юж. Америка (Перу).

20. *Achlya orion* Coker et Couch in Coker, Saprolegniaceae, 35: 112, 1923.

Икон.: Coker, l.c. 1923, tab. 34 (in part.); Johnson, The genus *Achlya*, 1956, pl. 14, A—J, 15, F—O.

Колонии войлочные. Гифы слабоветвящиеся, 40—70 мкм диам. у основания. Геммы встречаются с различной частотой, цилиндрические или сужающиеся к одному концу, 150—250 × 20—45 мкм, часто в цепочке по 2—4. Зооспорангии многочисленные, цилиндрические, веретеновидные, (350)600 × (10)20—30(50) мкм, расположены симподиально, реже цимозно или в базипетальной последовательности. Зооспорообразование по ахлиоидному типу. Цисты 9—11 мкм диам. Оогонии многочисленные, шаровидные, грушевидные, терминальные, латеральные на ножке, (25)40—60(80) мкм диам. Оболочка гладкая, поры могут встречаться в местах соприкосновения с антеридием. Оогониальная ножка от 100 до 1000 мкм дл., обычно согнутая, склоненная, реже червеобразно изогнутая или закручена в виде рыхлой спирали. Антеридии андрогинные, моноклинные, реже диклинные, 1—2(5) у оогония; антеридиальная ветвь иногда разветвленная; антеридиальная клетка сосисковидная, трубковидная, иногда разветвленная, соприкасается с оогонием боковой частью или выростами. Ооспоры шаровидные, эксцентрические, (1)2—4(12) в оогонии, (20)25—35(45) мкм диам. Прорастание не известно (табл. IX, 3).

Сапротрофы на растительных и животных остатках в водоемах с пресной водой, в сырой почве; паразиты рыб.

Европ.ч. (Карелия, Коми, Лен.), Зап. Сибирь (Алт.), Дальн. Восток (о.Кунашир). — Латвия, Кавказ (Азербайджан, Грузия), Казахстан, Ср. Азия (Узбекистан). — Европа (Германия, Словакия, Чехия), Азия (Индия, Ирак), Сев. Америка (США), Центр. Америка (Куба), Юж.Америка (Бразилия, Перу).

21. *Achlya oviparvula* Rogers et Beneke, Rickia, 1 : 244, 1962.

Икон.: Rogers, Beneke, l.c. 1962, pl. 1, A-G (iconotyp.); Милько, Тр. Ин-та биол. внут. вод АН СССР, 1985, N 52/55, рис. 5, а, б.

Колонии войлочные. Гифы слабоветвящиеся, 100—120 мкм диам. у основания. Геммы многочисленные, цилиндрические, булавовидные, интеркалярные, чаще в коротких, легко распадающихся цепочках. Зооспорангии многочисленные, 250(500) × 80 мкм, нередко с боковыми выводными порами. Зооспорообразование по ахлиоидному и нередко по диктиоидному типу. Циста 10—14 мкм диам. Оогонии немногочисленные, шаровидные, удлинено-овальные, терминальные, латеральные на ножке, интеркалярные, 20—40 мкм диам. Оболочка без пор, часто с 1—3(7) пальцевидными выступами до 20 мкм дл. Оогониальная ножка до 150—200 мкм дл., прямая или изогнутая. Антеридии не известны. Ооспоры шаровидные, эксцентрические, (12)15—18(25) мкм диам., 1—3 в шаровидном оогонии и до 15 в продолговатом. Прорастание не известно. Вид хорошо узнаваем по очень крупному, преломляющему свет телу в зрелой ооспоре.

Сапротрофы на растительных остатках в водоемах с пресной водой. Дальн. Восток (Примор.).—Юж. Америка (Бразилия).

22. *Achlya paradoxa* Coker, Mycologia, 6, 285 : 1914; *Isoachlya paradoxa* (Coker) Kauffman, 1921; *Protoachlya paradoxa* (Coker) Coker, 1923.

Икон.: Coker, l.c. 1914, tab. 146 (iconotyp.).

Колонии войлочные. Гифы слабоветвящиеся, 10—35 мкм диам. у основания. Геммы округлые или грушевидные, одиночные. Зооспорангии многочисленные, цилиндрические, булавовидные, обычно 20—30 мкм диам., формируются цимозно в базипетальной последовательности, встречается внутренняя пролиферация, кроме верхушечной встречаются боковые выводные поры. Зооспорообразование по ахлиоидному типу. Оогонии часто многочисленные, одиночные, латеральные на ножке, реже терминальные или интеркалярные, шаровидные, 32—80 мкм диам. Оболочка с редкими порами. Оогониальная ножка прямая, короткая, 25—40 мкм дл. Антеридии диклинные, реже андрогинные, по 1—2 у оогония; антеридиальная ветвь тонкая, ровная; антеридиальная клетка грушевидная, широко соприкасается с оогонием. Ооспоры шаровидные, немногочисленные, 2—4 (редко до 15) в оогонии, центрические, 22—27 мкм диам. Прорастание не известно.

Сапротрофы в водоемах с пресной водой, болотах, лесных и придорожных канавах, часто между водорослями.

Европ. ч. (Лен.). — Латвия, Украина (Крым). — Европа (Германия, Голландия, Чехия, Словакия), Азия (Индия), Сев. Америка (США).

В 1923 г., взяв за типовой вид *A. paradoxa*, автор описал род *Protoachlya* Coker. Новый род характеризовался зооспорангиями, возникающими в базипетальной последовательности (как у *Achlya*), но способными к внутренней пролиферации (как у *Saprolegnia*) (по: Coker, Matthews, 1937). Позже были перенесены из других родов или описаны новые виды: *Protoachlya polyspora* (Lindstedt) Apinis (1930) = *Dictyuchus polysporus* Lindstedt (1872); *P. hypogyna* Shanor et Conover (1942), *P. oryzae* Khulbe (1983). Род *Protoachlya* признается не всеми микологами. Мы тоже считаем, что вряд ли стоит выделять новый род на основании признака внутренней пролиферации зооспорангия, хотя он действительно необычен для *Achlya*. Вторая особенность — цимозное расположение зооспорангиев, возникающих в базипетальной последовательности, приводимая как типичный признак для *Achlya*, довольно часто встречается и у изолятов *Saprolegnia*.

23. *Achlya polyandra* Hildebr., Jahrb. wiss. Bot. 6 : 258, 1867 (1868) (non *A. polyandra* d By., 1881); *A. gracilipes* d By., 1888.

Икон.: Hildebrand, l.c. 1867 (1868), tab. 6, fig. 7—11 (iconotyp.); Johnson, The genus *Achlya*, 1956, pl. 4, C—I.

Колонии тяжевидно-войлочные. Гифы умеренно разветвленные, 100—150 мкм диам. у основания. Геммы малочисленные, нитевидные, грушевидные или неправильной формы, одиночные или в цепочке. Зооспорангии многочисленные, нитевидные, булавовидные, прямые, иногда согнутые, 100—400(1000) × 20—40 мкм, расположены симподиально. Зооспорообразование по ахлиоидному типу. Цисты 10—12 мкм диам. Оогонии многочисленные, латеральные на ножке, реже терминальные, грушевидные, шаровидные, овальные, (50)60—80(100) мкм диам. Оболочка гладкая, иногда с редкими порами. Оогониальная ножка прямая или дуговидно изогнутая, 250—300 мкм дл. Антеридии андрогинные, редко моноклинные, по 2—5(7) у оогония; антеридиальная ветвь часто разветвленная; антеридиальная клетка сосисковидная, булавовидная, соприкасается с оогонием боковой частью, иногда образует выросты типа аппрессориев. Ооспоры шаровидные, субцентрические, центрические, 5—20 в оогонии, (15)25—30(35) мкм диам. Прорастание не известно (табл. IX, 4).

Сапротрофы на растительных и животных остатках в водоемах с пресной водой, в болотах, лесных канавах, иногда в рыбоводческих прудах; паразиты рыб.

Европ. ч. (р. Волга, Твер., Лен., Смол.), Дальн. Восток (Примор.). — Украина. — Широко распространен в Европе и Сев. Америке.

Были подробно изучены рост и размножение гриба (Mucke, 1908).

24. *Achlya prolifera* Nees, Nova Acta Acad. Leop.-Carol. 11 : 514, 1823 emend. d By. Abh. senck. naturf. Ges. 4, 12 : 49, 1881; *Leptomitius prolifera* (Nees) Agardh, 1824; *Saprolegnia prolifera* (Nees) Braun, 1851; *Achlya aplanes* Maurizio, 1894; ? *A. flexuosa* Nagai, 1931.

Икон.: De Bary, l.c. 1881, Tab. 2, Fig. 1—2, Tab. 4, Fig. 1—4 (iconotyp.); Maurizio, Flora, 1894, 79, fig. 4—5; Nagai, J. Fac. Agric. Hokkaido imp. Univ., Tokyo, 1931, 32, tab. 5, fig. 1—11; Johnson, The genus *Achlya*, 1956, pl. 19, G—I.

Колонии войлочные, тяжевидно-войлочные. Гифы умеренно разветвленные, 70—120 мкм диам. у основания. Геммы многочисленные, нитевидные, грушевидные, веретеновидные или неправильной формы, интеркалярные в цепочке, реже терминальные и одиночные. Зооспорангии многочисленные, булабовидные, веретеновидные, иногда слегка согнутые, (100)300(1000) × (25)35(50) мкм, расположены симподиально, встречается внутренняя пролиферация, иногда выводная пора может быть сбоку. Зооспорообразование по ахлиоидному, реже по аплаиноидному или диктиоидному типу. Цисты 10—12 мкм диам. Оогонии многочисленные, латеральные на ножке, реже терминальные или интеркалярные, шаровидные, грушевидные, (30)60—90(130) мкм диам., иногда пролиферирующие. Оболочка без выростов, с порами. Оогонимальная ножка прямая, иногда согнута или изогнута в виде завитка, до 200 мкм дл. Антеридии диклинные, моноклинные, по 2—5 у оогония; антеридиальная ветвь может закручиваться спиралью вокруг гифы или оогонимальной ножки; антеридиальная клетка сосисковидная, соприкасается с оогонием боковой частью, нередко имеет выросты типа аппресориев. Ооспоры шаровидные, эксцентрические, (1)5—15(20) в оогонии, (15)20—25(40) мкм диам., часто не созревают. Зрелые ооспоры прорастают тонкой короткой гифой, несущей на конце мелкий зооспорангий (табл. X, 1).

Сапротрофы в водоемах с пресной водой, в сырой почве, болоте; на мертвых насекомых; паразиты рыб, нематод, икры земноводных и рыб. Отмечен как паразит проростков риса (Абрамов, 1939).

Дальн. Восток (Примор.). — Украина, Кавказ (Азербайджан, Грузия), Ср. Азия (Узбекистан). — Широко распространен в Европе, Азии и Сев. Америке, найден в Центр. и Юж. Америке и Австралии.

Синонимика этого вида довольно запутана. А.А. Милько (1983, 1985) считает, что к *A. prolifera* относится много видов и разновидностей, описанных как самостоятельные таксоны. В частности: *A. klebsiana* Pieters, *A. proliferoides* Coker, *A. flagellata* Coker var. *yezoensis* Ito et Nagai, *A. dubia* Coker var. *pigmenta* Chaudhuri et Kochhar, *A. klebsiana* Pieters var. *indica* Chaudhuri et Lotus, *A. androcomposita* Hamid, *A. michiganensis* Johnson.

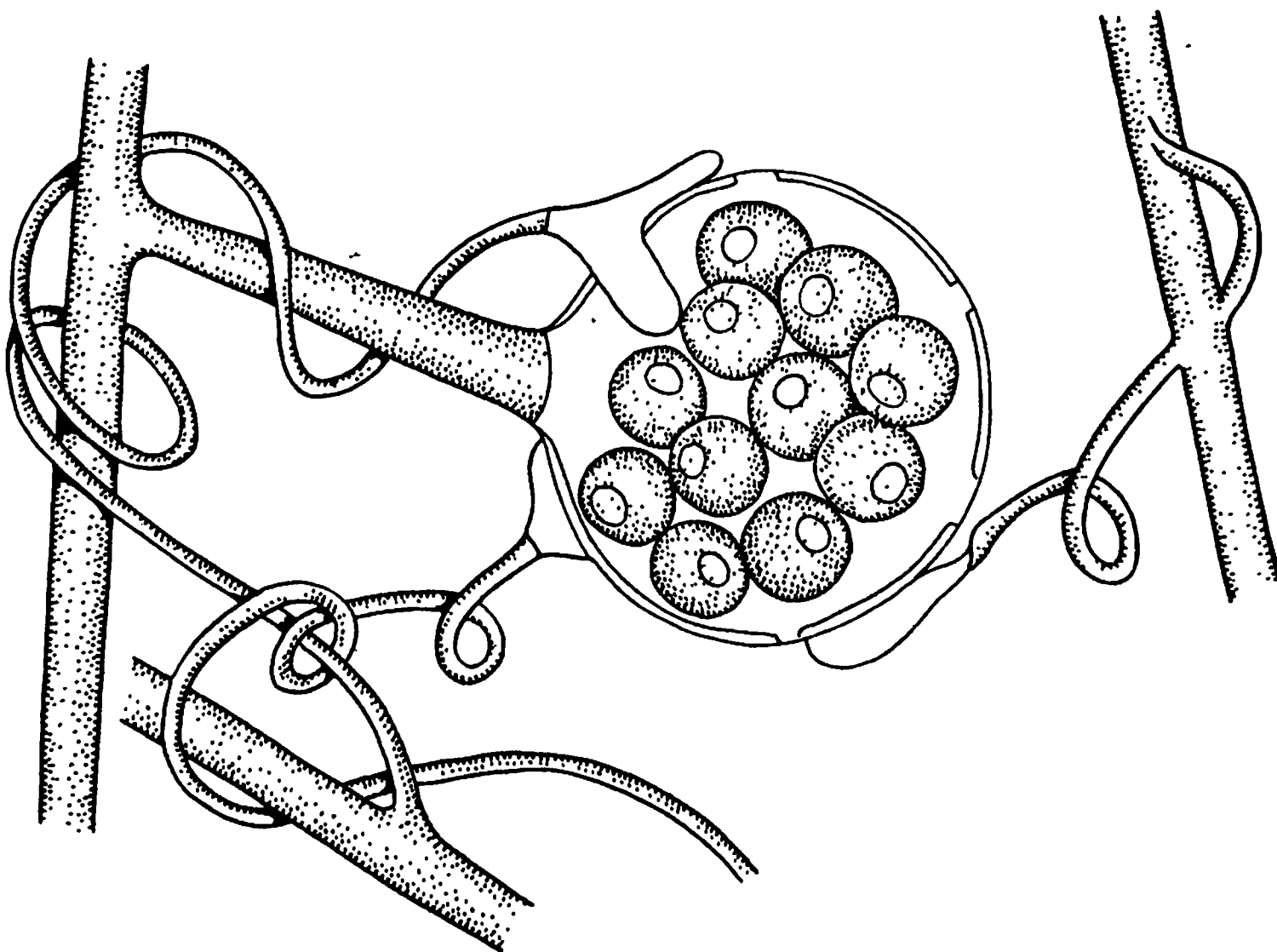
Был изучен круг организмов, на которых паразитирует гриб (Srivastava, Srivastava, 1977; Sati, Khulbe, 1981), а также действие стимуляторов, в частности ионов кальция, на вегетативный рост и зооспорообразование (Rekabi Sijal, 1987).

25. *Achlya proliferoides* Coker, Saprolegniaceae : 115, 1923.

Икон.: Coker, l.c. 1923, tab. 36, fig. 1—10 (iconotyp.); Johnson, The genus *Achlya*, 1956, pl. 15, P, pl. 17, A—D.

Колонии распростерты, войлочные. Гифы умеренно разветвленные, 50—125 мкм диам. у основания. Геммы многочисленные, ните-

1



2

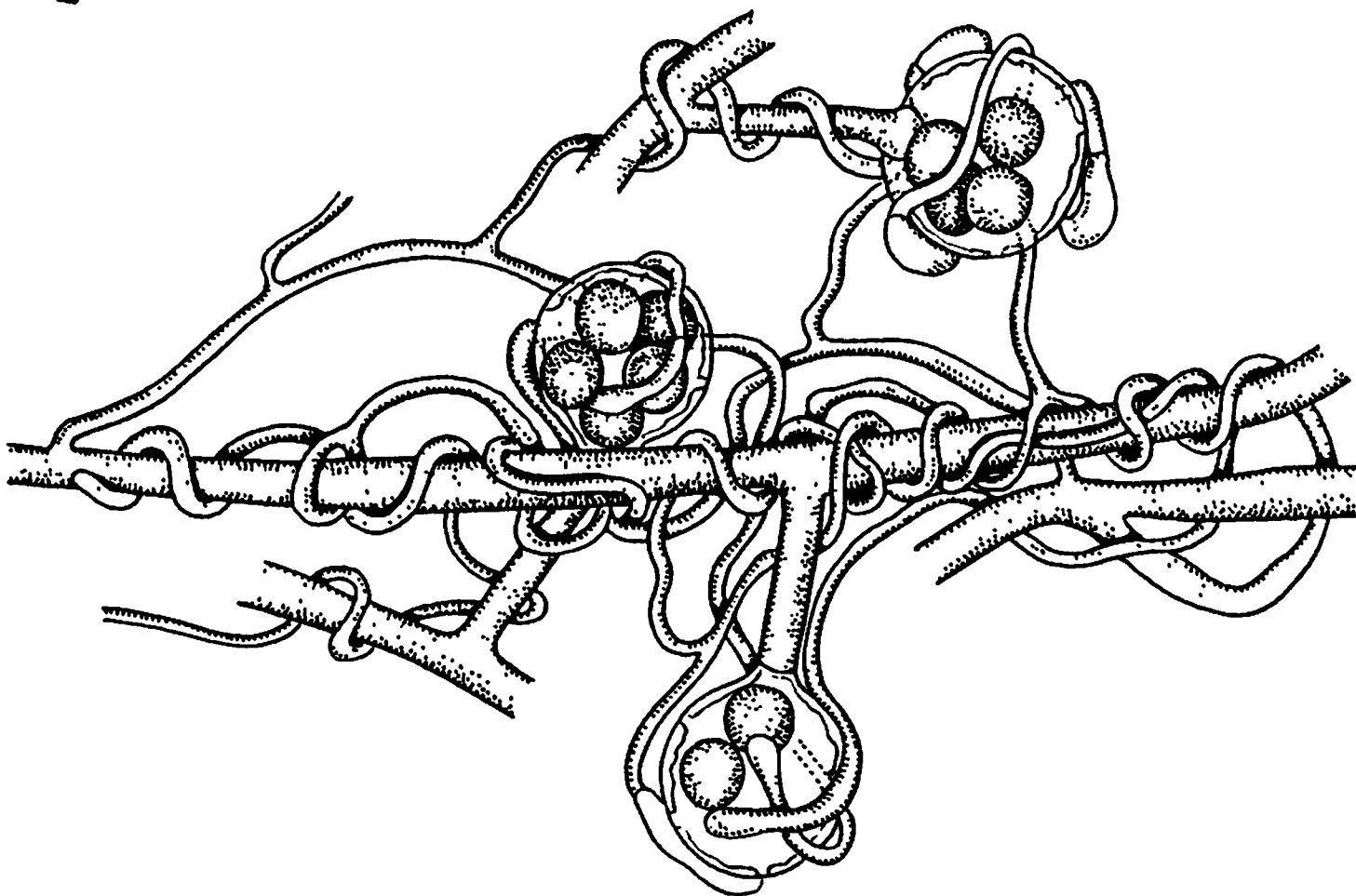


Таблица X

1 — *Achlya prolifera* Nees; 2 — *A. proliferoides* Coker (по: Johnson, 1956).

видные или неправильной формы, иногда разветвленные, интеркалярные в цепочке, реже одиночные. Зооспорангии многочисленные, нитевидные, веретеновидные, ладьевидные, чаще изогнутые, (50)210—400 (960) × (10)35—45(52) мкм, расположены симподиально, иногда в базипетальной последовательности, наряду с верхушечной встречаются и боковые поры. Зооспорообразование по ахлиоидному типу, иногда по апланоидному. Цисты 10—12 мкм диам. Оогонии формируются с разной интенсивностью, латеральные на ножке, реже интеркалярные, шаровидные, реже грушевидные, овальные или дольчатые, (35)40—70(95) мкм диам., иногда пролиферирующие. Оболочка без выростов, с порами и с неровной внутренней поверхностью. Оогониальная ножка прямая, редко согнута или в виде завитка, 100—800 мкм дл. Антеридии диклинные, редко моноклинные, при этом основание антеридиальной ветви значительно удалено от оогония, по 1—5 у оогония; антеридиальная ветвь длинная, разветвленная, обычно она неоднократно обвивает толстые гифы, оогониальную ножку и сам оогоний; антеридиальная клетка трубковидная, сосисковидная, иногда разветвленная, соприкасается с оогонием боковой частью. Ооспоры шаровидные или эллипсоидальные, эксцентрические, 4—10(18) в оогонии, 20—25 (35) мкм диам. Прорастает ооспора тонкой гифой, несущей на конце мелкий булаво-видный или нитевидный зооспорангий (табл. X, 2).

Сапротрофы в водоемах с пресной водой и в почве.

Европ. ч. (Карелия, Лен.). — Украина. — Европа (Словакия, Чехия), Азия (Ирак, Япония), Сев. Америка (США), Центр. Америка (Куба), Юж. Америка (Бразилия).

Вид морфологически очень близок к *A. prolifera*, отличается более разветвленными и интенсивнее закрученными антеридиальными ветвями, а также неровным внутренним слоем оболочки оогония. Самостоятельность вида признается не всеми (Милюк, 1983, 1985).

26. *Achlya racemosa* Hildebr., Jahrb. wiss. Bot. 6 : 249, 1867—1868; *A. lignicola* Hildebr., 1867—1868; *A. racemosa* Hildebr. f. *lignicola* (Hildebr.) Pringsh., 1874; *A. racemosa* Hildebr. var. *stelligera* Cornu f. *maxima* Minden, 1912; *A. racemosa* Hildebr. var. *lignicola* (Hildebr.) Coker, 1923; *A. sparrowii* Reischer, 1949; *A. racemosa* Hildebr. var. *maxima* (Minden) Cejp, 1959.

Икон.: Hildebrand, l.c. 1867—1868, tab. 15, 16, fig. 1—6 (iconotyp.); Reischer, Mycologia, 1949, 41, fig. 2—5; Johnson, The genus *Achlya*, 1956, pl. 2, A—D.

Колонии войлочные, тяжевидно-войлочные. Гифы слабоветвящиеся, 50—100 мкм диам. у основания. Геммы чаще немногочисленные, цилиндрические, веретеновидные или неправильной формы, интеркалярные или терминальные, одиночные, реже в цепочке по 2—5, функционируют как зооспорангии. Зооспорангии образуются с разной интенсивностью, нитевидные, ладьевидные, (200)300—400(900) × (15)25—35(65) мкм, расположены симподиально или в базипетальной последовательности. Зооспорообразование по ахлиоидному типу. Цисты 8—12 мкм диам. Оогонии многочисленные, шаровидные, грушевидные, латеральные на ножке, реже терминальные, очень редко интерка-

лярные, (30)50—70(120) мкм диам. Оболочка гладкая, поры только в местах соприкосновения с антеридием. Оогониальная ножка прямая, редко слегка согнута, до 200 мкм дл. Антеридии андрогинные, реже моноклинные, очень редко диклинные, по 1—2(5) у оогония; антеридиальные ветви короткие, отходят, как правило, от верхних половинок ножек оогониев, неразветвленные; антеридиальная клетка булавовидная, соприкасается с оогонием своей верхушечной частью. Ооспоры шаровидные, эллипсоидальные, центрические, 2—5(10) в оогонии, (15)25—30(40) мкм диам. Прорастает ооспора гифой, несущей на конце мелкий нитевидный зооспорангий (табл. XI, 3).

Сапротрофы на растительных и животных остатках в водоемах с пресной водой: в сырой почве, торфяниках; паразиты рыб, нематод, а также икры рыб и земноводных. Известен как паразит проростков риса.

Европ. ч. (р. Волга, Карелия, Лен., Смол.), Зап. Сибирь (Алт.), Дальн. Восток (Примор., о. Кунашир). — Латвия, Украина, Кавказ (Азербайджан, Армения, Грузия), Ср. Азия (Узбекистан). — Европа (Великобритания, Германия, Дания, Нидерланды, Польша, Финляндия, Франция, Словакия, Чехия, Швейцария, Швеция), Азия (Индия, Ирак, Китай, Япония), Сев. Америка (Канада, США), Юж. Америка (Перу), Австралия.

Неоднократно выделялся ранней весной и поздней осенью при температуре воды 5—10 °С. Петерсен (Petersen, 1910) сообщал, что им гриб был выделен из водоема с температурой воды 3 °С.

Изучались особенности бесполого и полового размножения (Carlson, 1929).

А.А. Миловцова (Миловцова, 1935) выделила *A. racemosa* Hildebr. f. *pringsheimii*, по описанию не отличающуюся от *A. racemosa* Hildebr. var. *stelligera* Cornu f. *pringsheimii* Minden (1912). По мнению Джонсона (Johnson, 1956), эта форма ближе к виду *A. colorata*, чем к *A. racemosa*.

27. *Achlya radiosa* Maurizio, Mitt. Deutsch. Fischerei-Ver. 7 : 57, 1899; *A. decorata* Petersen, 1909; *A. asterophora* Minden, 1912; *A. turfosa* Johannes, 1949; *A. pseudoradiosa* Rogers et Beneke, 1962; *A. echinulata* Beroqui, 1969.

Икон.: Maurizio, l.c. 1899, fig. 18—19 (iconotyp.); Johnson, The genus *Achlya*, 1956, pl. 3, H—M.

Колонии войлочные. Гифы сильно разветвленные, 15—70(100) мкм диам. у основания. Геммы очень редки, веретеновидно- или булавовидно-цилиндрические, одиночные или в коротких цепочках. Зооспорангии многочисленные, веретеновидные, нитевидные, 100—550 × 15—40 мкм, расположены симподиально. Зооспорообразование по ахлиоидному типу. Цисты 8—12 мкм диам. Оогонии многочисленные, латеральные на ножке, реже терминальные, шаровидные, 30—60(75) мкм диам. Оболочка без пор, с многочисленными, тесно расположенными, сосочковидными, остроконическими выступами до 15 мкм дл. Оогониальная ножка прямая, до 125 мкм дл. Антеридии андрогинные, редко моноклинные или диклинные, 1—2 у оогония; антеридиальная ветвь прямая,

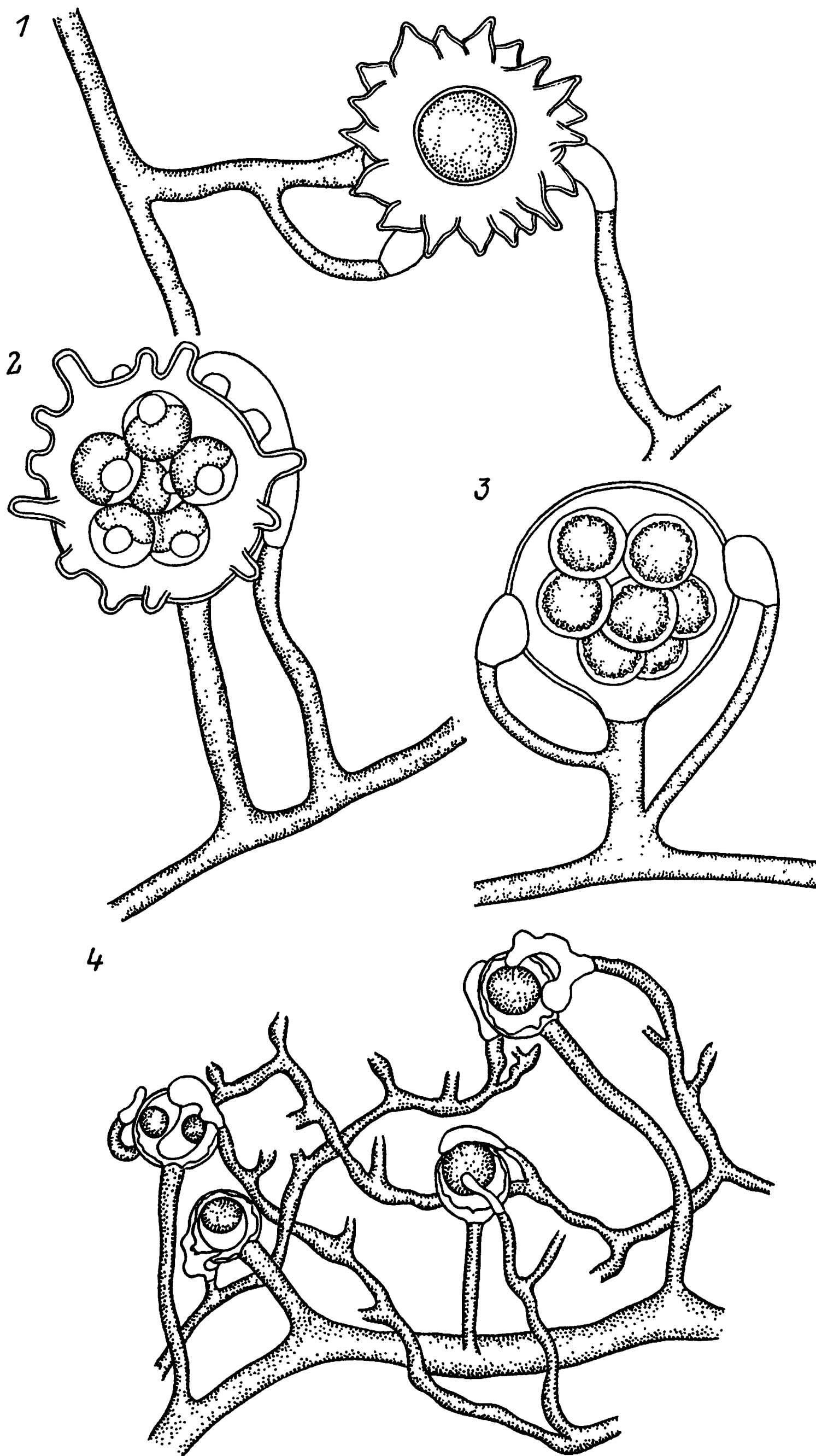


Таблица XI

1 — *Achlya radiosa* Maurizio; 2 — *A. recurva* Cornu; 3 — *A. racemosa* Hildebr.;
4 — *A. rodrigueziana* Wolf (по: Johnson, 1956).

редко разветвленная; антеридиальная клетка короткобулавовидная, соприкасается с оогонием своей верхушечной частью. Ооспоры шаровидные, субцентрические, центрические, 1—4 в оогонии, (15)25—35(45) мкм диам. Прорастание не известно (табл. XI, 1).

Сапротрофы на растительных остатках в водоемах с пресной водой, в сырой почве, болоте; паразиты рыб.

Дальн. Восток (Примор.). — Латвия, Ср. Азия (Киргизстан). — Европа (Великобритания, Германия, Дания, Исландия, Нидерланды, Норвегия, Польша, Словакия, Чехия, Швейцария), Африка (Алжир), Сев. Америка (США), Юж. Америка (Бразилия).

Гриб встречается в водоемах с холодной водой, до 12 °С, в высокогорных водоемах.

Было изучено деление ядер при гаметогенезе (Lie, Laane, 1979), морфология и экология (Milanez, 1969).

28. *Achlya recurva* Cornu, Ann. Sci. Nat. Bot. Paris. Ser. 5, 15 : 22, 1872.

Икон.: Latham, J. Elisha Mitchell Sci. Soc. 51, 1935, tab. 52 (iconotyp.); Johnson, The genus *Achlya*, 1956, pl. 21, A—D.

Колонии войлочные. Гифы шиловидные, слаборазветвленные, 35—80 мкм диам. у основания. Геммы малочисленные, веретеновидные, цилиндрические, булавовидные, интеркалярные, иногда в коротких, легко распадающихся цепочках. Зооспорангии многочисленные, булавовидные или веретеновидные, ровные, иногда слегка согнутые, (100) 200(600) × (15) 40(60) мкм, расположены симподиально, иногда в базипетальной последовательности. Цисты 8—12 мкм диам. Оогонии многочисленные, латеральные на ножке, реже терминальные, очень редко интеркалярные, шаровидные, грушевидные, (30)35—50(70) мкм диам. (без выростов). Оболочка шиповатая, шипы-выросты пальцевидные, тупо усеченные, с тонкой оболочкой на вершине, до 12—19 мкм дл. Оогониальная ножка неразветвленная, иногда согнута, до 100 мкм дл. Антеридии андрогинные, редко моноклинные или даже диклинные, 1—3 у оогония; антеридиальная ветвь ровная, неразветвленная, довольно короткая, не более 200 мкм дл.; антеридиальная клетка булавовидная, трубковидная, сосисковидная, соприкасается с оогонием боковой частью, иногда верхушечной. Ооспоры шаровидные, эллипсоидальные, эксцентрические, (1)3—7(14) в оогонии, 20—25 мкм диам. Прорастает ооспора короткой, тонкой гифой, несущей на конце мелкий булавовидный зооспорангий (табл. XI, 2).

Сапротрофы на растительных остатках, на муравьиных „яйцах”, в водоемах с пресной водой, в болоте, в сырой почве.

Европ. ч. (Коми, Лен.), Дальн. Восток (Примор., о. Сахалин). — Украина, Кавказ (Азербайджан, Грузия), Ср. Азия (Киргизстан). — Европа (Великобритания, Германия, Дания, Польша, Франция, Словакия, Чехия), Азия (Индия), Сев. Америка (США).

В Индии гриб был выделен из сточных вод гальванического производства, с высоким содержанием тяжелых металлов (Cr, Zn, Cd, Cu, Ni,

pH, Fe) при pH 7.3—8.4 (Somashekar et al., 1982). Изучались биохимические особенности (Aliaga, Ellzey, 1984), цитология (Williamson, Pesach, 1991).

29. *Achlya rodrigueziana* Wolf, Mycologia, 33 : 271, 1941.

Икон.: Wolf, l.c. 1941, fig. 1—13 (iconotyp.); Johnson, The genus *Achlya*, 1956, pl. 11, F, pl. 17, J—L.

Колонии войлочные, тяжевидно-войлочные. Гифы сильно разветвленные, 40—90 мкм диам. у основания, вторичные часто переплетены с главными. Геммы многочисленные, веретеновидные, удлинено-цилиндрические, терминальные, интеркалярные, одиночные или в коротких цепочках. Зооспорангии многочисленные, нитевидные или веретеновидные, часто согнуты, (140)270—350(600) × (20)30—40(80) мкм, расположены симподиально. Зооспорообразование по ахлиоидному типу. Цисты 10—12 мкм диам. Оогонии многочисленные, латеральные на ножке, редко терминальные, шаровидные, грушевидные, иногда с апикальным выростом, (25)35—45(60) мкм диам. Оболочка без пор, наружный слой гладкий, а внутренний — неровный, волнистый. Оогониальная ножка прямая, редко согнутая, до 200—300 мкм дл. Антеридии диклинные, редко моноклинные или андрогинные, 1—2(3) у оогония; антеридиальная ветвь прямая или разветвленная; антеридиальная клетка трубковидная, булавовидная, иногда неправильной формы, разветвленная, соприкасается с оогонием своей боковой частью, нередко выростами-аппрессориями. Ооспоры шаровидные, эллипсоидальные, эксцентрические, 1—4 в оогонии, 20—40 мкм диам. Прорастание не известно (табл. XI, 4).

Сапротрофы на растительных остатках в водоемах с пресной водой, в сырой почве.

Украина, Ср. Азия (Узбекистан). — Европа (Словакия, Чехия), Азия (Индия), Сев. Америка (США).

Цейпом в 1934 г. был описан вид *A. hahneliana*, по морфологии очень близкий к *A. rodrigueziana*. Позже автор (Sejр, 1959) сам подверг сомнению самостоятельность вида *A. hahneliana*.

30. *Achlya spinosa* d By., Abh. senck. naturf. Ges. 12 : 278, 1881.

Икон.: De Bary, Bot. Ztg. 1881, 46, tab. 4, fig. 13—18 (iconotyp.).

Колонии тяжевидно-войлочные. Гифы умеренно разветвленные, до 200 мкм диам. у основания. Геммы многочисленные, веретеновидные, одиночные или в коротких, легко распадающихся цепочках. Зооспорангии малочисленные, веретеновидно-цилиндрические, 100(800) × 20(80) мкм, расположены симподиально. Зооспорообразование, кроме ахлиоидного, может идти по апланоидному или диктиоидному типу, зооспор продуцируется мало. Цисты 8—12 мкм диам. Оогонии малочисленные, латеральные на ножке, шаровидные, бочонковидные, 25—

60 мкм диам. Оболочка, как правило, густошиповатая или густобугорчатая, иногда основание оогония может быть гладким, а апикальная часть — шиповатая, иногда на ней лишь один пальцевидный вырост до 20 мкм дл. Оогониальная ножка прямая или слегка согнутая, 150—200 мкм дл. Антеридии часто отсутствуют, если имеются, то андрогинные, по 1—2 у оогония; антеридиальная ветвь отсутствует или короткая, отходит от верхней половины оогониальной ножки, неразветвленная; антеридиальная клетка булавовидная, соприкасается с оогонием боковой или верхушечной частью. Ооспоры шаровидные, центрические или субцентрические, 1—2(4) в оогонии, 20—45 мкм диам. Прорастание не известно (табл. XII, 1).

Сапротрофы на растительных остатках в водоемах с пресной водой, в сырой почве, в рыбоводческих прудах.

Украина. — Европа (Великобритания, Германия), Сев. Америка (США).

Диагнозы видов *A. spinosa*, *A. stellata* и *A. cornuta* Archer очень схожи, и их самостоятельность признается не всеми исследователями. Цейп (Cejr, 1959) считал, что *A. stellata* и *A. cornuta* возможные синонимы *A. spinosa*. Джонсон с соавторами (Johnson et al., 1975) изучил несколько исландских изолятов *A. stellata* и подтвердил самостоятельность этого вида.

31. *Achlya stellata* d By., Bot. Ztg. 46 : 647, 1888; *A. cornuta* Archer, 1867, nom. dubium.

Икон.: De Bary, l.c. 1888, 46, tab. 10, fig. 10—11 (iconotyp.); Apinis, Acta Horti Bot. Univ. Latv. 1930, pl. 4, fig. 1.

Колонии войлочные. Гифы слаборазветвленные, до 80 мкм диам. у основания. Геммы не известны. Зооспорангии малочисленные, нитевидные, 400—700 × 40—50 мкм. Зооспорообразование по ахлиоидному типу. Цисты 8—12 мкм диам. Оогонии чаще малочисленные, шаровидные, латеральные на ножке, терминальные, иногда в цепочке по 2—3, (20)30—55(80) мкм диам. Оболочка без пор, с густо расположенными коническими шипами до 25 мкм дл. Оогониальная ножка прямая, до 100—120 мкм дл. Антеридии не известны. Ооспоры шаровидные, центрические, субцентрические, 1—2 в оогонии, (15)20—30(45) мкм диам., с широким, темным периферическим слоем протоплазмы. Прорастание не известно (табл. XII, 2).

Сапротрофы в водоемах с пресной водой, на мертвых мухах в воде.

Европ. ч. (Лен.), Дальн. Восток (Примор.). — Латвия. — Европа (Великобритания, Германия, Исландия).

Существовавшее мнение о сомнительной самостоятельности этого вида (Johnson, 1956; Cejr, 1959) позже было опровергнуто (Dick, 1960; Johnson et al., 1975). В Индии была описана разновидность *A. stellata* d By. var. *multispora* Rai et Misra (1977).

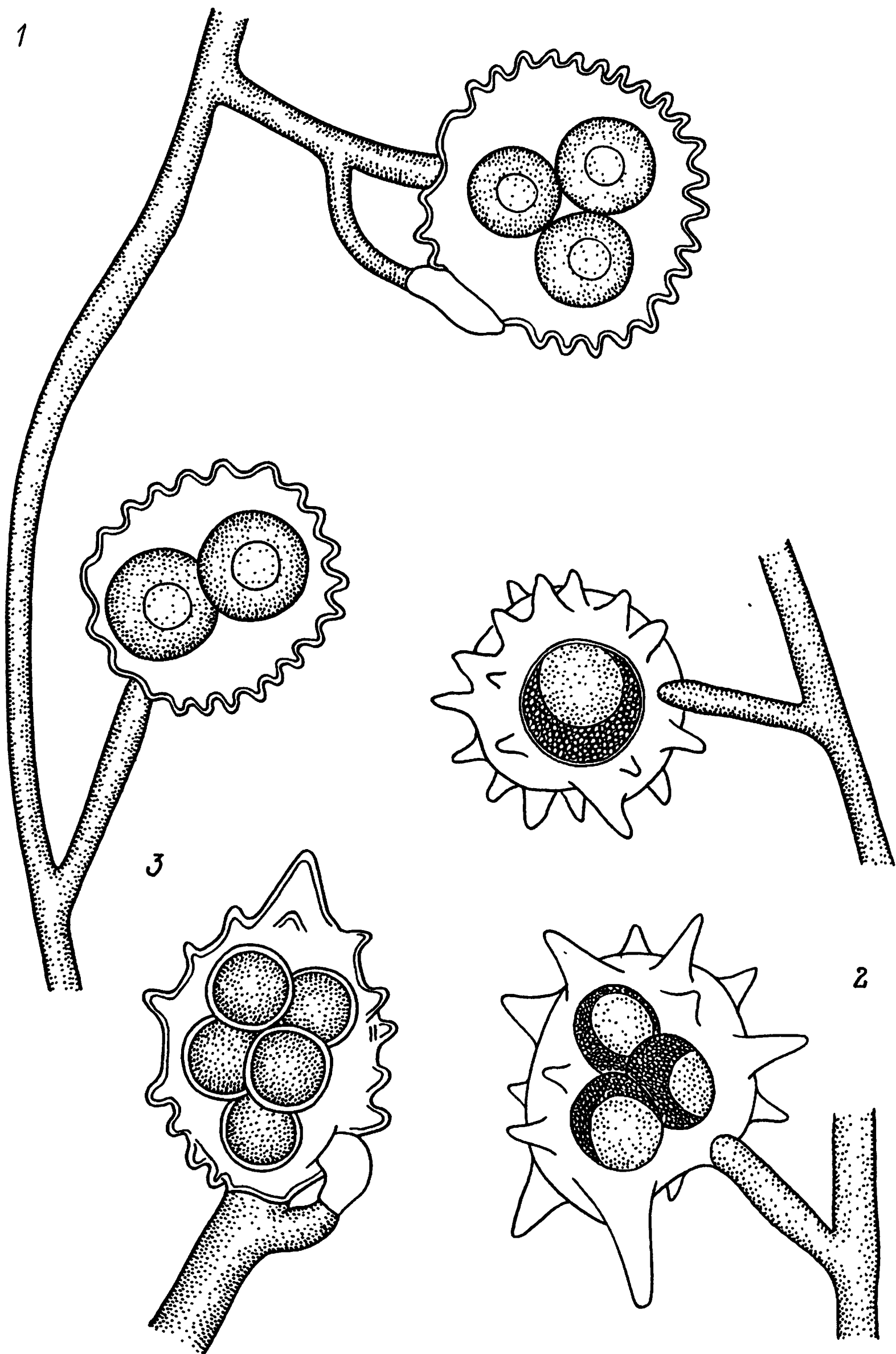


Таблица XII

1 — Achlya spinosa d By.; *2 — A. stellata* d By.; *3 — A. treleaseana* (Humphrey) Kauffman.

32. *Achlya treleaseana* (Humphrey) Kauffman, Ann. Rept. Michigan Acad. Sci. 8: 26, 1906. — *Saprolegnia treleaseana* Humphrey, 1893; *Achlya acadensis* Moore, 1908—1909; *Aplanes treleaseanus* (Humphrey) Coker, 1927; *A. treleaseanus* (Humphrey) Naumova, 1955.

Икон.: Johnson, The genus *Achlya*, 1956, pl. 5, A—D, pl. 6, 7.

Колонии войлочные. Гифы 40—100 мкм диам. у основания, ветвление интенсивнее к краю колонии. Геммы многочисленные, нитевидные, ладьевидные, грушевидные, часто неправильной формы и разветвленные, терминальные или интеркалярные, одиночные или в коротких цепочках. Зооспорангии очень малочисленные, нитевидные, веретеновидные, булабовидные, часто тоньше вегетативной гифы, (100)500 (1000) × (15)40(60) мкм, расположены симподиально. Зооспорообразование по ахлиоидному или по апланоидному типу. Цисты 10—14 мкм диам. Оогонии многочисленные, интеркалярные, терминальные, реже латеральные на ножке, одиночные или в цепочке по 2—5, овальные, эллипсоидальные, (90)120—200(500) × (50)80(120) мкм, если шаровидные, то (25)70—80(100) мкм диам. Оболочка с порами и бугорчатыми или шиповатыми выростами, часто с апикальным выростом до 20 мкм дл., иногда с неровной, угловатой оболочкой до почти гладких. Оогониальная ножка прямая, неразветвленная, до 200—400 мкм дл. Антеридии моноклинные, андрогинные, редко диклинные, 1—5 у оогония, антеридиальная ветвь иногда разветвленная; антеридиальная клетка трубковидная, соприкасается с оогонием боковой частью, нередко образуя выросты, типа аппрессориев. Ооспоры шаровидные, овальные, центрические, иногда субцентрические, (1)5—25(40) в оогонии, 20—40 мкм диам. Прорастает ооспора тонкой гифой, несущей на конце мелкий веретеновидный зооспорангий (табл. XII, 3).

Сапротрофы на растительных и животных остатках в водоемах с пресной водой, в сырой почве, торфяниках.

Европ. ч. (Карелия, Лен.), Дальн. Восток (Примор.). — Латвия, Эстония, Ср. Азия (Узбекистан). — Европа (Великобритания, Германия, Словакия, Чехия), Азия (Индия, Ирак), Сев. Америка (США).

Цейп (Cejr, 1959) считал, что *A. treleaseana* — синоним *Aplanes treleaseanus* (Humphrey) Coker (1923). А.А. Милько (1985) пишет, что у *Achlya treleaseana* зооспорообразование идет по ахлиоидному типу при pH среды 4—9 и по апланоидному при pH 3—4. Джонсон (Johnson, 1956) вообще высказал сомнение в существовании р. *Aplanes*.

И.Н. Наумовой (1955) отмечен вид *Achlya pinnulata* Harvey (1942), найденный в Лужском р-не Ленинградской обл. Вид считается сомнительным (Johnson, 1956; Cejr, 1959; Милько, 1985).

Среди встречающихся в литературе самостоятельных видов на изучаемой территории не отмечены следующие: * *A. papillosa* Humphrey

* Г.И. Извекова (1985) упоминает виды *Achlya papillosa*, *A. heterosexualis*, *A. bonariensis* как найденные в СССР (озера Латвии, Ярославской обл., р. Волга). В то же время сопоставление ее статьи с публикацией А.А. Милько (1985) показывает, что, скорее всего, протеолитическую активность этих оомицетов она изучала по штаммам, полученным от А.А. Милько, который в свою очередь получил их из коллекций культур Нидерландов и США.

(1893); *A. conspicua* Coker (1923); *A. subterranea* Coker et Braxton (1926); *A. abortiva* Coker et Braxton (1926); *A. spiracaulis* Johnson (1949); *A. brasiliensis* Milanez (1965); *A. heterosexualis* Whiffen-Barksdale (1965); *A. bonariensis* Berogui (1969); *A. kamatti* Date (1972); *A. formasana* Chiou et Chang (1976).

Кроме этого, есть виды сомнительные: *A. cornuta* Archer (1867); *A. hoferi* Harz (1906); *A. kashyapia* Chaudhuri et Kochhar (1935); *A. californica* Harvey (1942).

Виды исключенные из рода *Achlya*: *A. leucosperma* Cornu (1872); *A. contorta* Cornu (1872); *A. penetrans* Duncan (1876); *A. nowikii* Raciborski (1886); *A. oidifera* Horn (1904); *A. hahneliana* Cejp (1959).

Род 2. APHANOMYCES d By.

Jahrb. wiss. Bot. 2 : 178, 1860; *Hydatinophagus* Valkanov, 1931.

Гифы нежные, длинные, умеренно разветвленные. Геммы отсутствуют. Зооспорангии нитевидные, неотличимые от вегетативной гифы, довольно длинные, внутренняя пролиферация никогда не отмечалась. Зооспоры в зооспорангии расположены в 1 ряд, зооспорообразование по ахлиоидному типу. Зооспоры диморфные. Оогонии терминальные, реже интеркалярные или боковые, с гладкой, бугорчатой или шиповатой оболочкой разной толщины. Антеридии диклинные, андрогинные, редко моноклинные, иногда отсутствуют. Ооспора, как правильно, одиночная (кроме видов *A. polysporis* и *A. stellatus*), чаще аплеротическая, центрическая, субцентрическая, эксцентрическая.

Сапротрофы на мертвых насекомых и растительных остатках в воде, паразиты высших растений, преимущественно в фазе всходов, кроме этого, паразиты водорослей, оомицетов, беспозвоночных, рыб.

Тип рода: *A. stellatus* d By.

В монографии Скотта (Scott, 1961) предлагается система рода *Aphanomyces*. Основываясь на строении оболочки оогония, автор выделяет 3 подрода: *Aphanomyces*, *Axyromyces*, *Asperomyces*. Подразделение по такому же принципу на подроды *Eu-Aphanomyces* и *Acantomyces* встречалось ранее (Наумов, 1954).

В роде 25 видов. На изучаемой территории найдено 13 видов.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

- | | |
|---|---------------------------|
| 1. Ооспоры многочисленные | 2. |
| — Ооспоры одиночные | 3. |
| 2. Ооспор в оогонии не более 2 | 12. <i>A. stellatus</i> . |
| — Ооспор в оогонии 5 и более | 9. <i>A. polysporis</i> . |
| 3. Антеридии отсутствуют или очень редки | 4. |
| — Антеридии всегда имеются | 5. |
| 4. Антеридии отсутствуют; оболочка оогония бугорчатая | 13. <i>A. volgensis</i> . |
| — Антеридии очень редки, в большинстве случаев недоразвитые; оболочка оогониев мелкоигльчатая | 1. <i>A. astaci</i> . |

5. Оболочка оогония шиповатая 6.
- Оболочка оогония гладкая 8.
6. Оогонии крупные, 30—50 мкм диам., желто-бурые 8. *A. phycophilus*.
- Оогонии не более 25 мкм диам. 7.
7. Гифы 3.0—5.5 мкм диам.; сапротроф в воде, паразит оомицетов 7. *A. parasiticus*.
- Гифы 5.0—7.5 мкм диам.; сапротроф в воде, паразит водорослей р. *Spirogyra* 11. *A. scaber*.
8. Наружный слой оболочки оогония гладкий, внутренний — волнистый 9.
- Внутренний слой оболочки оогонии тоже гладкий. 12.
9. Ооспора эксцентрическая 10.
- Ооспора центрическая или субцентрическая 11.
10. Антеридии диклинные; ооспора аплеротическая . . 3. *A. cochlioides*.
- Антеридии моноклинные, андрогинные, редко диклинные; ооспора плеротическая 2. *A. cladogamus*.
11. Оогонии 25—35 мкм диам.; ооспора субцентрическая, с оболочкой 1.2—1.8 мкм толщ. 4. *A. euteiches*.
- Оогонии 30—45 мкм диам.; ооспора центрическая, с оболочкой 2.5—5.5 мкм толщ. 10. *A. raphani*.
12. Оогонии формируются одиночно, ооспоры бесцветные 6. *A. laevis*.
- Оогонии формируются кучно или кистью по 10 и более штук; ооспоры буроватые 5. *A. helicoides*.

1. *Aphanomyces astaci* Schikora, Fischerei Ztg. 6 : 353, 1903; *A. magnusii* Schikora, 1922.

Икон.: Schikora, l.c. 1906, 9, pl. VI, L—O (iconotyp.); Scott, A monograph of the genus *Aphanomyces*, 1961, pl. VI, fig. L—O.

Гифы эндогенные, с частым ветвлением, 6.0—10 мкм диам. Зоопорангии терминальные, неотличимые от вегетативной гифы. Зооспорообразование типичное для рода; цисты первичных зооспор 8—9 мкм диам., вторичных — крупнее, до 12 мкм диам. Оогонии терминальные, на коротких боковых ветвях, округлые, 40—50 мкм диам., с бесцветной оболочкой, покрытой мелкими, игольчатыми, густо расположенными шипами. Антеридии чаще отсутствуют, если встречаются, то андрогинные и, как правило, недоразвитые. Ооспора округлая, 22—30 мкм диам., аплеротическая, наблюдалось прорастание ростковой трубкой (табл. XIII, 1).

Паразиты водных животных, особенно поражают речных раков, вызывая иногда их массовую гибель; известны на рыбах (Alderman, Polglase, 1984); отмечены на водных растениях в аквариуме (Киргизбаева и др., 1985).

Европ. ч. (Лен.). — Ср. Азия (Узбекистан). — Европа (Германия, Польша, Швеция), Азия (Турция).

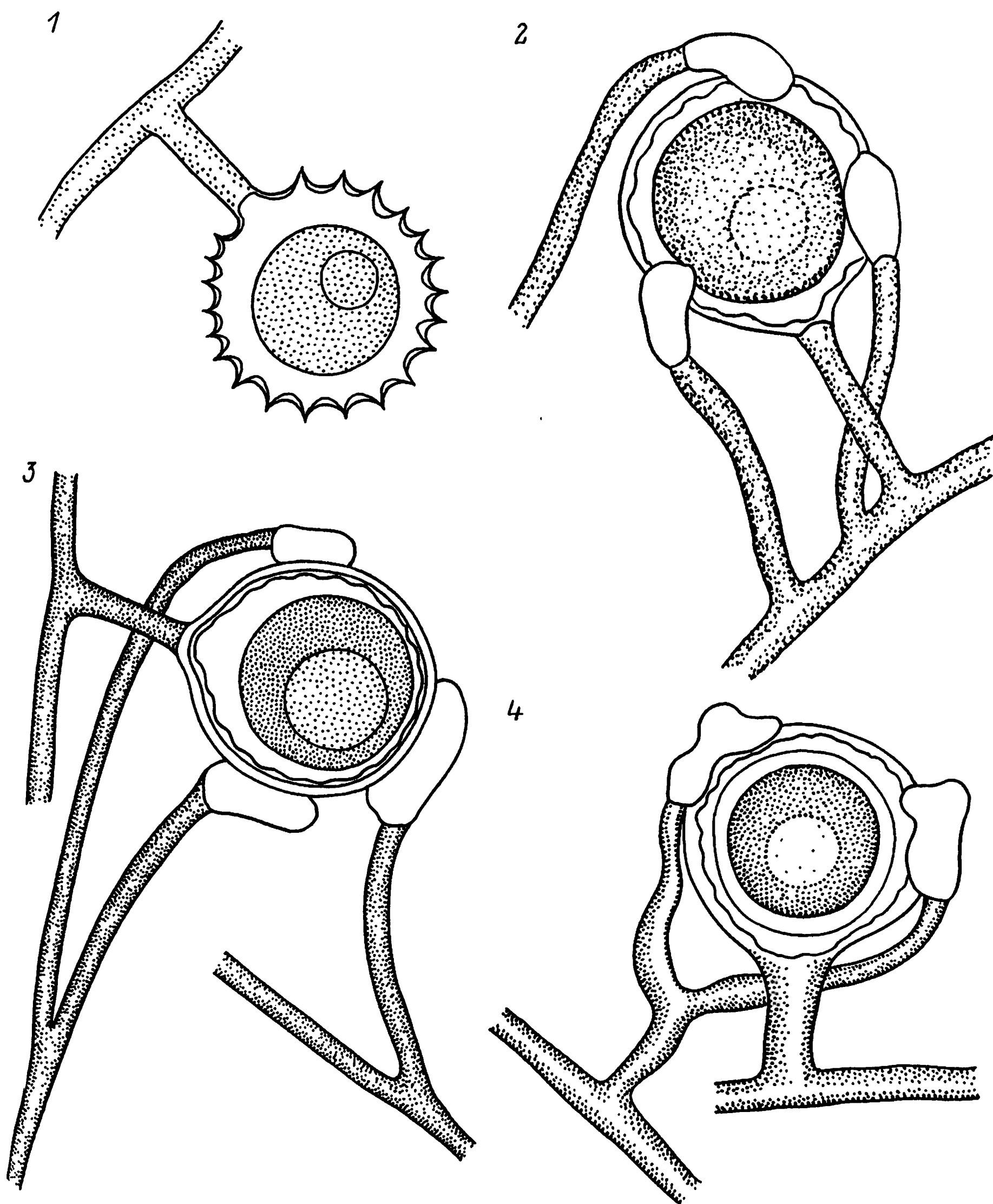


Таблица XIII

1 — *Aphanomyces astaci* Schikora; 2 — *A. cladogamus* Drechs.; 3 — *A. cochlioides* Drechs.;
4 — *A. euteiches* Drechs.

Изучались особенности морфологии и физиологии зооспорообразования и прорастания цист у *A. astaci* (Nyhlen, Unestam, 1978; Cerenius, Soderhall, 1984; Cerenius et al., 1984; Cerenius, 1985), патогенность (Rahe, Soylu, 1989).

2. *Aphanomyces cladogamus* Drechs., J. Agr. Res. 38 : 329, 1929.

Икон.: Drechsler, l.c. 1929, fig. 5—6 (iconotyp.).

Гифы эндо- и экзогенные, слабо или умеренно разветвленные, 3.5—8 мкм диам. Зооспорангии терминальные, возникают из концов главных или боковых гиф, довольно длинные и до 7—8 мкм диам. Выход первичных зооспор происходит не только через вершинное отверстие, но и через возникающие на протяжении зооспорангия боковые выводные отверстия. Цисты вторичных зооспор 7—10 мкм диам. Оогонии терминальные, округлые, 19—27(33) мкм диам., оболочка 0.8—2.0 мкм толщ., с гладким наружным и волнистым внутренним слоем. Антеридии моноклинные, андрогинные, редко диклинные, по 2—3 у оогония; антеридиальные ветви часто разветвленные, оплетают оогоний, некоторые „слепые” — не заканчивающиеся антеридиальной клеткой, последняя соприкасается с оогонием своей верхушечной или боковой частью и почти всегда образует оплодотворяющую трубку. Ооспора округлая, 15—26 мкм диам., плеротическая, с гладкой оболочкой 1.5 мкм толщ. и с крупной, преломляющей свет глобулой, эксцентрическая (табл. XIII, 2).

Паразиты высших растений, чаще томатов и сахарной свеклы, выделяются из сырой почвы.

Европ. ч. (Краснодар.). — Украина, Ср. Азия (Узбекистан). — Европа (Болгария, Нидерланды, Швеция), Сев. Америка (Канада, США).

3. *Aphanomyces cochlioides* Drechs., Phytopathology, 18 : 149, 1928.

Икон.: Drechsler, J. Agr. Res. 1929, 28 : 326, fig. 1—4 (iconotyp.).

Гифы эндо- и частично экзогенные, слаборазветвленные, 3—9 мкм диам. Зооспорангии терминальные, извилистые, змееобразные, сужающиеся к вершине, до 1000 мкм дл. Зооспорообразование типичное для рода, первичные зооспоры формируются в большом количестве, до 300; цисты вторичных зооспор 7.5—11 мкм диам. Оогонии терминальные или на короткой боковой ветви, округлые, 20—30 мкм диам., с оболочкой 1.0—2.5 мкм толщ., наружный слой которой гладкий, а внутренний — волнистый. Антеридии диклинные, по 2—4(5) у оогония; антеридиальная ветвь плотно прилегает к оогониальной и нередко обвивает ее; антеридиальная клетка мешковидная, иногда клювовидная, крупная, 6—10 мкм шир. и 9—18 мкм дл. Ооспора одиночная, округлая, бесцветная или желтоватая, 15—25 мкм диам., аплеротическая, с гладкой оболочкой около 1.7 мкм толщ., эксцентрическая (табл. XIII, 3).

Паразиты сеянцев свеклы, редиса и других растений; вызывают болезнь „черную ножку”; встречаются на растительных и животных остатках в почве (преимущественно кислой) и воде.

Европ. ч. (Краснодар., Лен., Твер.). — Кавказ (Грузия). — Европа (Австрия, Бельгия, Великобритания, Венгрия, Голландия, Дания, Ирландия, Польша, Франция, Швеция), Азия (Япония), Сев. Америка (Канада, США), Юж. Америка (Чили), Австралия.

4. *Aphanomyces euteiches* Drechs. in Jones et Drechsler, J. Agr. Res. 30 : 311, 1925.

Икон.: Drechsler, l.c. 1925, tab. 1—6 (iconotyp.); Coker, J. Elisha Mitchell Sci. Soc. 1927, 42, tab. 12, fig. 8—9.

Гифы эндо- и экзогенные, умеренно разветвленные, 4—10 мкм диам. Зооспорангии очень длинные, часто разветвленные, равные по ширине вегетативным гифам. Зооспорообразование типичное для рода; цисты 8—11 мкм (иногда до 16 мкм) диам. Оогонии обычно терминальные, на коротких боковых ветвях, округлые, 25—35 мкм диам., с оболочкой до 1.5 мкм толщ., у которой гладкий наружный и волнистый внутренний слой. Антеридии диклинные, антеридиальная ветвь простая или разветвленная, антеридиальная клетка крупная, 8—10 × 15—18 мкм, дольчатая, реже простая. Ооспора округлая или эллиптическая, 18—25 мкм диам., аплеротическая, с гладкой оболочкой 1.2—1.8 мкм толщ., субцентрическая. Прорастает 1—3 ростковыми трубками, которые могут формировать на конце мелкий зооспорангий (табл. XIII, 4).

Паразиты на корнях высших растений, особенно бобовых, вызывают эпифитотии. Сапротрофы на растительных и животных остатках в воде и почве. По сообщению А.А. Домашовой (1971), выделен из р. Волги с глубины 4 м.

Широко распространенный вид.

Имеется предложение о выделении двух специализированных форм (Pfender, Hagedorn, 1982): *A. euteiches* f. sp. *pisi*, которая заражает горох и другие близкие виды бобовых, включая фасоль, и *A. euteiches* f. sp. *phaseoli*, которая заражает только фасоль. Проводились опыты по изучению патогенности у большого набора изолятов *A. euteiches* в отношении различных растений-хозяев с целью правомерности выделения у него специализированных форм. Широкая степень вариабельности изолятов, специфичных для ряда растений, по мнению авторов (Holub et al., 1991), не позволяет выделять специализированные формы в пределах этого вида.

Всестороннее изучение различных патогенных рас *A. euteiches* на территории бывшего СССР, морфолого-биологических особенностей, географического распространения этого гриба проведено В.В. Котовой (1987). Она отмечает наличие у *A. euteiches* изолятов, не образующих зооспоровую стадию, причем этот признак остается стойким в ряде генераций. Эти зооспоровые штаммы, которые характеризуются также особым ветвлением гиф, автор предлагает выделить в новую разновидность — *A. euteiches* var. *ramosum* Kotova. Имеются данные об ультраструктуре репродуктивных органов (Shatla et al., 1966; Hoch, Mitchell,

1972), о строении жгутиков у зооспор (Cunningham, Hagedorn, 1960), о влиянии различных условий на рост и размножение гриба: осмотического давления (Hoch, Mitchell, 1973), концентрации кислорода и углекислого газа (Mitchell, Mitchell, 1973), света (Yokosawa, Kuninaga, 1983) и других факторов (Paravizas, Davey, 1960). Гриб представляет большой интерес в связи с его патогенными свойствами, поэтому имеется большое количество фитопатологических работ как за рубежом, так и у нас в стране.

5. *Aphanomyces helicoides* Minden, Kryptogamenfl. Mark Brandenburg, 5 : 559, 1915; *A. laevis* d By. var. *helicoides* (Minden) Cejr, 1959.

Икон.: Minden, l.c. 1915, 5 : 479—606, fig. 1—15 (iconotyp.); Scott, A monograph of the genus *Aphanomyces*, 1961 : 77, pl. III, H—J.

Гифы экзо- и эндогенные, 4.0—7.5 мкм диам., бесцветные или буроватые, активно ветвящиеся, часто образуют характерные узелки. Зооспорангии терминальные, нитевидные, длинные, ровные по ширине. Зооспорообразование типичное для рода. Цисты 8—11 мкм диам. Оогонии терминальные или боковые на ножке, шаровидные, 21—38 мкм диам. Оболочка гладкая, иногда с небольшим выростом в сторону антеридия. Оогониальная ножка разной длины, часто оогонии на ножках располагаются как бы кистью или кучкой. Антеридии диклинные или моноклинные, 1—5 у оогония; антеридиальная ветвь простая или разветвленная, неоднократно обвивает оогониальную ножку, а также оогоний и иногда ближайшие гифы; антеридиальная клетка удлиненно-цилиндрическая, примыкает к оогонию, охватывая его почти всей своей боковой поверхностью. Ооспора округлая, буроватая, центрическая, 18—33 мкм диам., с одной крупной центральной глобулой. Прорастает ооспора ростковой трубкой (табл. XIV, 1).

Сапротрофы на растительных и животных остатках в воде, почве. Слабый паразит на проростках риса.

Европ. ч. (Карелия, Лен.), Дальн. Восток (о. Сахалин). — Украина. — Европа (Германия, Нидерланды), Азия (Япония), Сев. Америка (США), Центр. Америка (Куба).

Этот вид близок к *A. laevis*. Некоторые исследователи (Coker, 1923; Couch, 1926; Cejr, 1959) рассматривают его как разновидность или даже синоним последнего. Характерное отличие *A. helicoides* от *A. laevis* в том, что оогонии часто располагаются кистью или кучно по 10 и более штук, ооспора нередко буроватая, антеридиальная ветвь может обвиваться не только вокруг оогониальной (как у *A. laevis*), но и вокруг оогония и близлежащих гиф.

6. *Aphanomyces laevis* d By., Jahrb. wiss. Bot. 2 : 179, 1860; *A. balboensis* Harvey, 1942.

Икон.: De Bary, l.c. 1860, 2, fig. 17—18 (iconotyp.); Humphrey, Trans. Amer. Philos. Soc. 1893, 17, tab. 20, fig. 105—107.

Гифы эндо- и экзогенные, 3.0—7.5 мкм диам. Зооспорангии терминальные, неотличимые от вегетативной гифы, до 450—800(2000) мкм

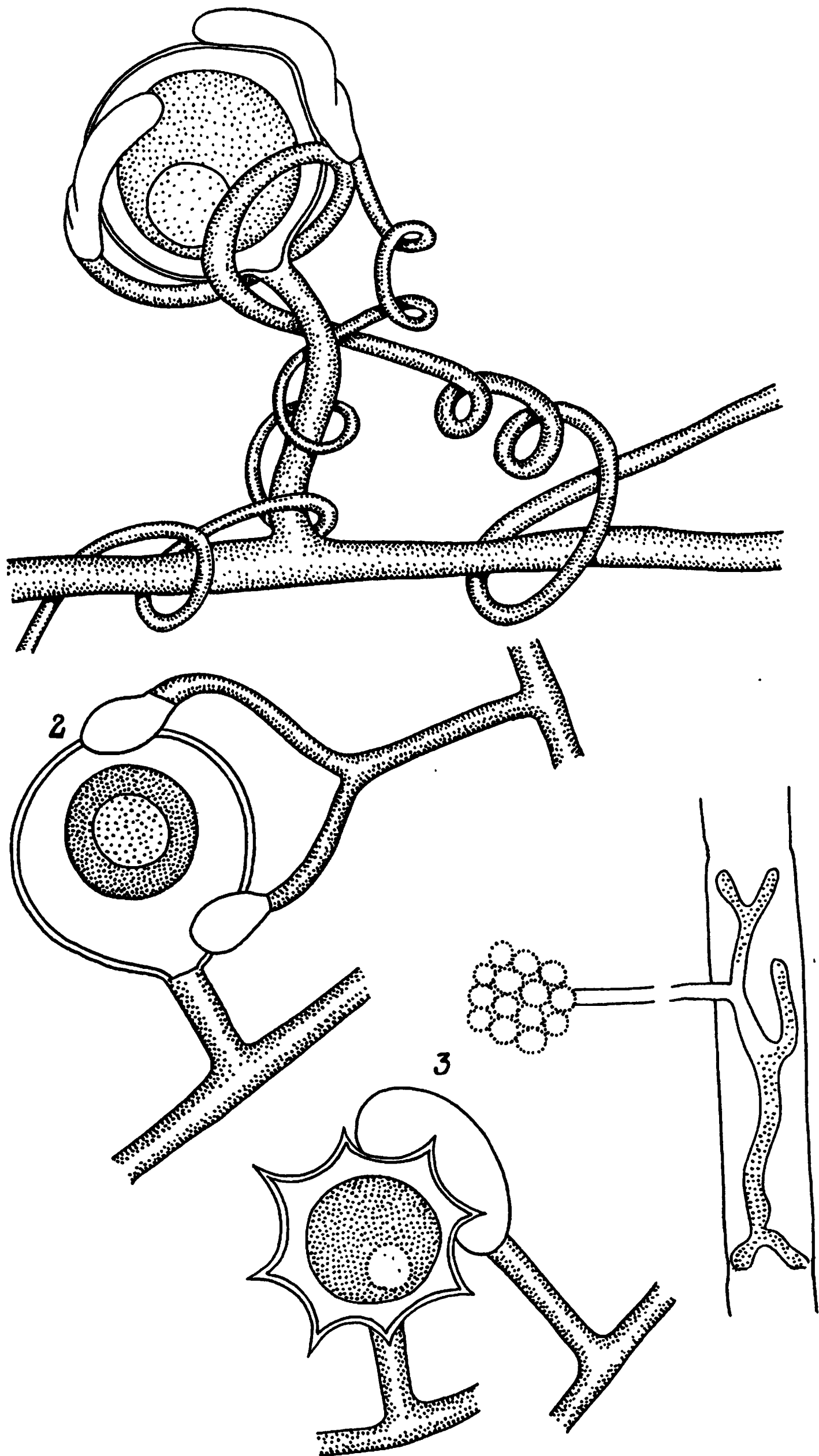


Таблица XIV

1 — *Aphanomyces helicoides* Minden; 2 — *A. laevis* d By.; 3 — *A. parasiticus* Coker:
оогоний и диклинный антеридий, зооспорообразование в гифах.

дл., иногда образуются из интеркалярной части гифы с небольшим боковым ответвлением. Зооспорообразование типичное для рода; цисты 7.0—10 мкм диам. Оогонии, как правило, боковые, на короткой оогониальной ветви, реже терминальные или интеркалярные, округлые, 18—35 мкм диам., с тонкой гладкой оболочкой, иногда в местах соприкосновения с антеридием встречаются поры. Антеридии по (1)2—3(5) у оогония, диклинные, реже андрогинные; антеридиальная ветвь длинная, часто оплетает оогониальную; антеридиальная клетка соприкасается с оогонием чаще боковой стороной, обычно заметен оплодотворяющий канал. Ооспора бесцветная, округлая, 16—25 мкм диам., аплеротическая, с гладкой оболочкой, эксцентрическая (табл. XIV, 2).

Сапротрофы на растительных и животных остатках в воде и почве, факультативный паразит на корнях высших растений, часто на свекле. Отмечен на рыбе и ее икре, на ракообразных.

Европ. ч. (Твер., р. Волга), Дальн. Восток (Примор. — оз. Ханка). — Латвия, Украина, Кавказ (Армения), Ср. Азия (Узбекистан). — Европа (Болгария, Великобритания, Германия, Дания, Нидерланды, Польша, Словакия, Чехия), Азия (Индия, Китай, Тайланд, Япония), Сев. Америка (США), Центр. Америка (Куба, Панама, Тобаго, Тринидад), Австралия.

Цейпом (Sejr, 1959) выделена разновидность *A. laevis* d By. var. *helicoides* (Minden) Sejr, которая отличается от основной тем, что антеридиальная ветвь способна обвивать не только оогониальную, но и сам оогоний. Такое таксономическое деление поддерживают Р.И. Мещерякова и Л.И. Логвиненко (1971), которые указывают на находку на Украине оомицета *A. laevis* var. *helicoides*. В монографии рода *Aphanomyces* (Scott, 1961) доказывается самостоятельность вида *A. helicoides* Minden. Была еще описана форма *A. laevis* d By. f. *keratinophilus* Ookubo et Kobayasi (1955), позже переведенная в вид *A. keratinophilus* (Ookubo et Kobayasi) Seymour et Johnson (1973).

Проводилось изучение онтогенеза у *A. laevis*: формирование половой стадии (Kasanowsky, 1911) и бесполой (Cerenius et al., 1984).

7. *Aphanomyces parasiticus* Coker, Saprolegniales : 165, 1923.

Икон.: Coker, l.c. 1923, tab. 57, fig. 1—13 (iconotyp.).

Гифы в основном эндогенные, 3—5.5 мкм диам., распространяются в гифах, зооспорангиях и оогониях гриба-хозяина, ооспоры не поражаются. Зооспорангии формируются, как правило, экзогенно, вне клетки хозяина. Зооспорообразование типичное для рода; цисты 7.5—11 мкм диам. Оогонии формируются эндо- и экзогенно, терминально на главных гифах или на коротких, почти незаметных боковых ветвях, округлые, 14—25 мкм диам., с шиповатой оболочкой; шипы конусовидные, до 3—8 мкм дл. Антеридии по 1—2 у оогония, диклинные, соприкасаются с оогонием своей верхушечной частью; антеридиальная ветвь длинная; антеридиальная клетка неправильно овальная, 11 × 14 мкм, прижимается чаще к основанию оогония. Ооспора округлая, бесцветная, аплеротическая, 10.8—21.8 мкм диам., с гладкой оболочкой, с одной крупной глобулой, эксцентрическая. Прорастание ооспор не известно (табл. XIV, 3).

Паразиты оомицетов родов *Achlya*, *Saprolegnia*, *Dictyuchus*, *Aplanopsis*. В Польше выделен из воды ручья (Czeczuga et al., 1986).

Европ. ч. (р. Волга), Дальн. Восток (Примор., о. Кунашир). — Украина. — Европа (Великобритания, Польша, Словакия, Чехия), Азия (Китай), Сев. Америка (США).

Был изучен круг организмов-хозяев этого паразитного гриба, отмечалось наличие изолятов с довольно узкой специализацией (Wolf, 1944; Dick, 1964a).

8. *Aphanomyces phycophilus* d By., Jahrb. wiss. Bot. 2 : 179, 1860.

Икон.: De Bary, l.c. 1860, tab. 20, fig. 19—24 (iconotyp.); Scott, A monograph of the genus *Aphanomyces*, 1961, pl. IX, fig. A—C.

Гифы толще, чем у других видов рода, 7—15 мкм диам., пронизывают клетки организма-хозяина и нередко развиваются экзогенно. Зооспорангии встречаются редко, они нитевидные, малоотличимые от вегетативной гифы, иногда узкие, не более 3.5 мкм диам. Зооспорообразование типичное для рода; цисты 9—10 мкм диам. Оогонии развиваются экзогенно на коротких боковых ветвях, реже эндогенно в клетке хозяина, округлые, 30—50 мкм диам., оболочка шиповатая, без пор, при созревании желто-бурого цвета; выросты островершинные, 6—10 мкм дл. Антеридий чаще одиночный, иногда до 3, андрогинный или диклинный. Ооспора округлая, 25—40 мкм диам., с возрастом желтеет, аплеротическая, центрическая (табл. XV, 1).

Паразиты водорослей родов *Spirogyra*, *Zygnema*, *Mougeotia*, *Nitella*.

Европ. ч. (Лен.), Зап. Сибирь (Алт.). — Европа (Германия, Норвегия, Словакия, Чехия), Сев. Америка (США).

9. *Aphanomyces polysporis* Milovzova, Тр. Ін-ту ботаніки Харьк. держ. ун-та, 1 : 39, 1936.

Икон.: Міловцова, l.c. 1936, рис. 1—5 (iconotyp.).

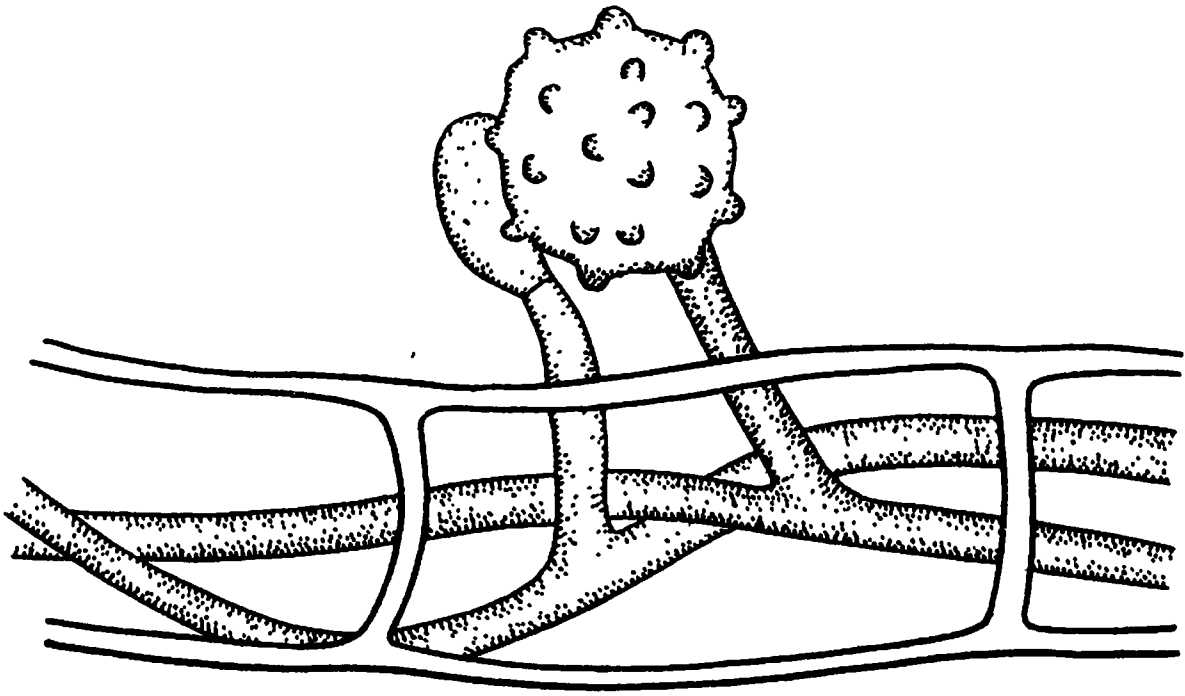
Гифы умеренно разветвленные, 6.0—9.5 мкм диам. Зооспорангии нитевидные, неотличимые от вегетативной гифы, до 2.5 мм дл. Зооспорообразование типичное для рода; цисты вторичных зооспор крупные, до 19.2 мкм диам. Оогонии терминальные, округлые, эллиптические, 45—64 мкм диам., на боковых прямых или согнутых ветвях до 100 мкм дл. Оболочка оогония бесцветная, покрыта частыми, коническими, почти туповершинными шипами 6.5—8.0 мкм дл. Антеридии андрогинные, антеридиальные ветви тонкие, 3.5—5.2 мкм дл. Ооспоры округлые, многочисленные (до 10), аплеротические, до 30 мкм диам., с гладкой оболочкой, центрические (табл. XV, 2).

Сапротрофы во влажной почве.

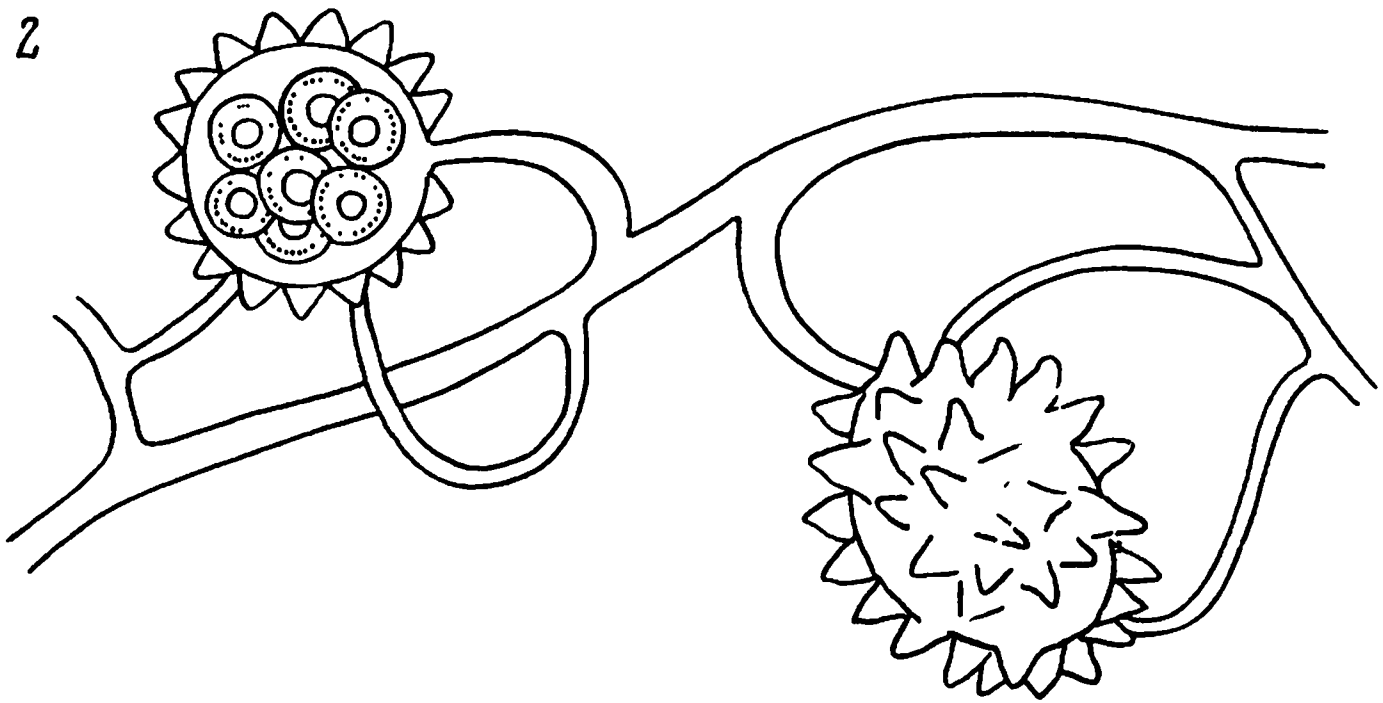
Украина.

Это единственный вид рода с многочисленными ооспорами в оогонии (по 2 ооспоры встречаются иногда у *A. stellatus*). Множество ооспор не характерно для данного рода, и это вызывает сомнение в правильности систематического положения вида.

1



2



3

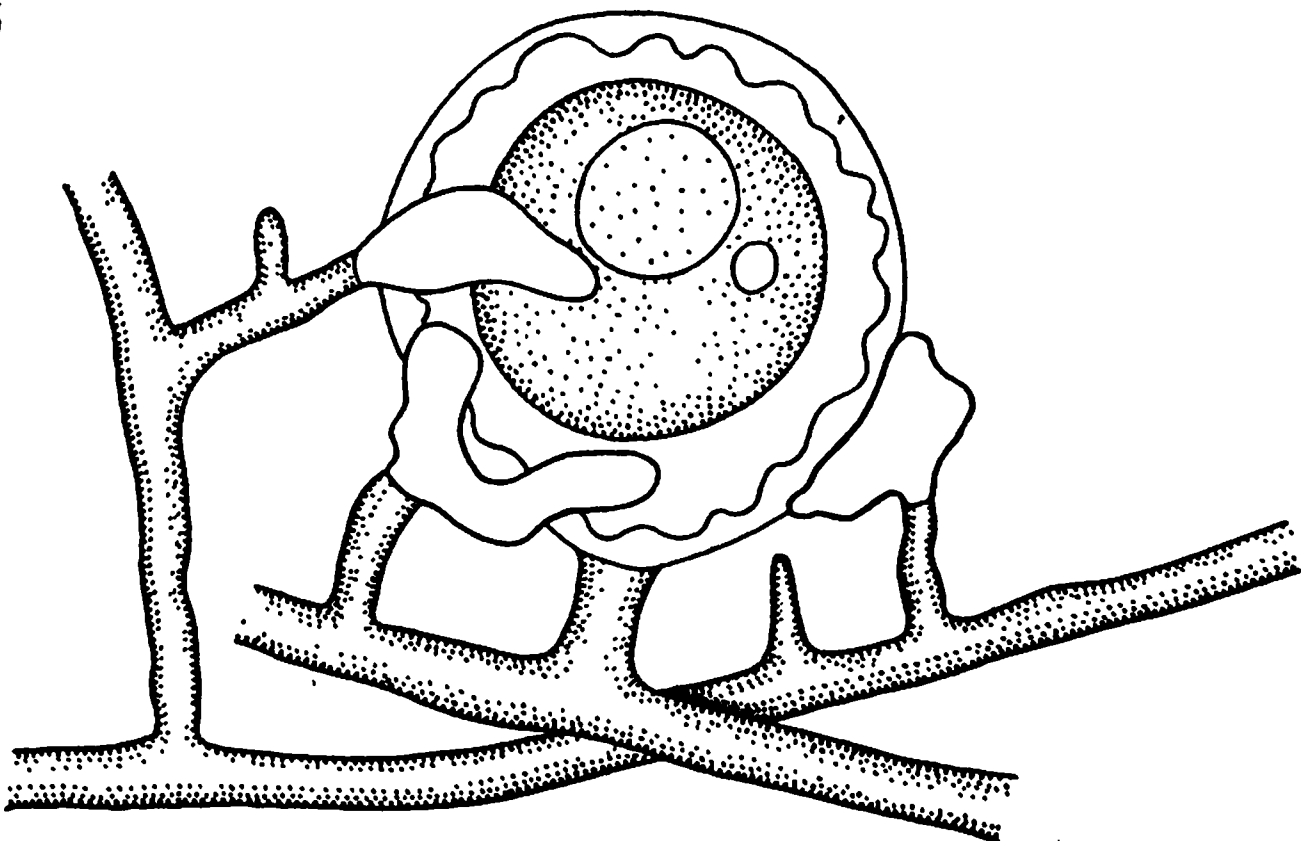


Таблица XV

1 — Aphanomyces phycophilus d By. в нитях *Zygnema*; 2 — *A. polysporis* Milovzova (по: Міловцова, 1936); 3 — *A. raphani* Kendrick.

10. *Aphanomyces raphani* Kendrick, Phytopathology, 17 : 43, 1927.

Икон.: Kendrick, l.c. 1927, fig. 6—10 (iconotyp.); Cejp, Flora ČSR, I. Oomycetes, 1957, obr. 20.

Гифы эндо- и экзогенные, с частым ветвлением, 8.0—11 мкм диам. Зооспорангии экзогенные, интеркалярные или терминальные, могут быть разветвленные, 150—200 мкм дл. Зооспорообразование типичное для рода; цисты 8.5—13 мкм диам. Оогонии на коротких боковых ветвях, округлые, 30—45 мкм диам., с оболочкой до 1.5 мкм толщ., у которой гладкий наружный и волнистый внутренний слой. Антеридии диклинные, по 2—3 у оогония; антеридиальная ветвь короткая; антеридиальная клетка сосисковидная, иногда разветвленная, как бы охватывает оогоний. Ооспора округлая, 20—30 мкм диам., аплеротическая, с гладкой или мелковолнистой оболочкой 2.5—5.5 мкм толщ., центрическая (табл. XV, 3).

Паразиты на корнях растений сем. *Cruciferae* (редиса, редьки, капусты, горчицы, рапса).

Ср. Азия (Узбекистан). — Европа (Германия, Румыния, Словакия, Чехия), Азия (Япония), Сев. Америка (США), Юж. Америка (Венесуэла), Австралия.

На территории бывшего СССР гриб отмечен только в Узбекистане. По данным авторов (Киргизбаева и др., 1985), у обнаруженного изолята по сравнению с типовым описанием более крупные оогонии и ооспоры: 63—72 мкм и 45 диам. соответственно. Этими же авторами впервые для этого вида указывается в качестве организма-хозяина водоросль, что ставит под сомнение правильность идентификации вида.

11. *Aphanomyces scaber* d By., Jahrb. wiss. Bot. 2 : 178, 1860.

Икон.: De Bary, l.c. 1860, 2, tab. 20, fig. 14—16 (iconotyp.); Scott, A monograph of the genus *Aphanomyces*, 1961, pl. VII, I—L.

Гифы экзогенные, 5.0—7.5 мкм диам., слаборазветвленные. Зооспорангии терминальные, нитевидные, длинные, ровные по ширине. Зооспорообразование типичное для рода. Цисты 7.5—9.5 мкм диам. Оогонии округлые, 18—24 мкм диам., боковые на короткой ножке, реже терминальные или интеркалярные. Оболочка с редкими остроконечными шипами до 3.5 мкм дл. Антеридии диклинные, редко андрогинные, по 1 у оогония; иногда отсутствуют. Антеридиальная ветвь неразветвленная, варьирует по длине; антеридиальная клетка булавовидная, соприкасается с оогонием боковой частью, на которой могут иметься выступы. Ооспора бесцветная, аплеротическая, 13—18 мкм диам., эксцентрическая. Прорастает ооспора ростковой трубкой (табл. XVI, 1).

Сапротрофы на растительных и животных остатках в мелких водоемах (лужах, канавах у дорог), реже в больших водоемах. Паразиты водорослей рода *Spirogyra*.

Дальн. Восток (Примор.). — Украина, Кавказ (Грузия). — Европа (Великобритания, Германия, Словакия, Чехия), Сев. Америка (США).

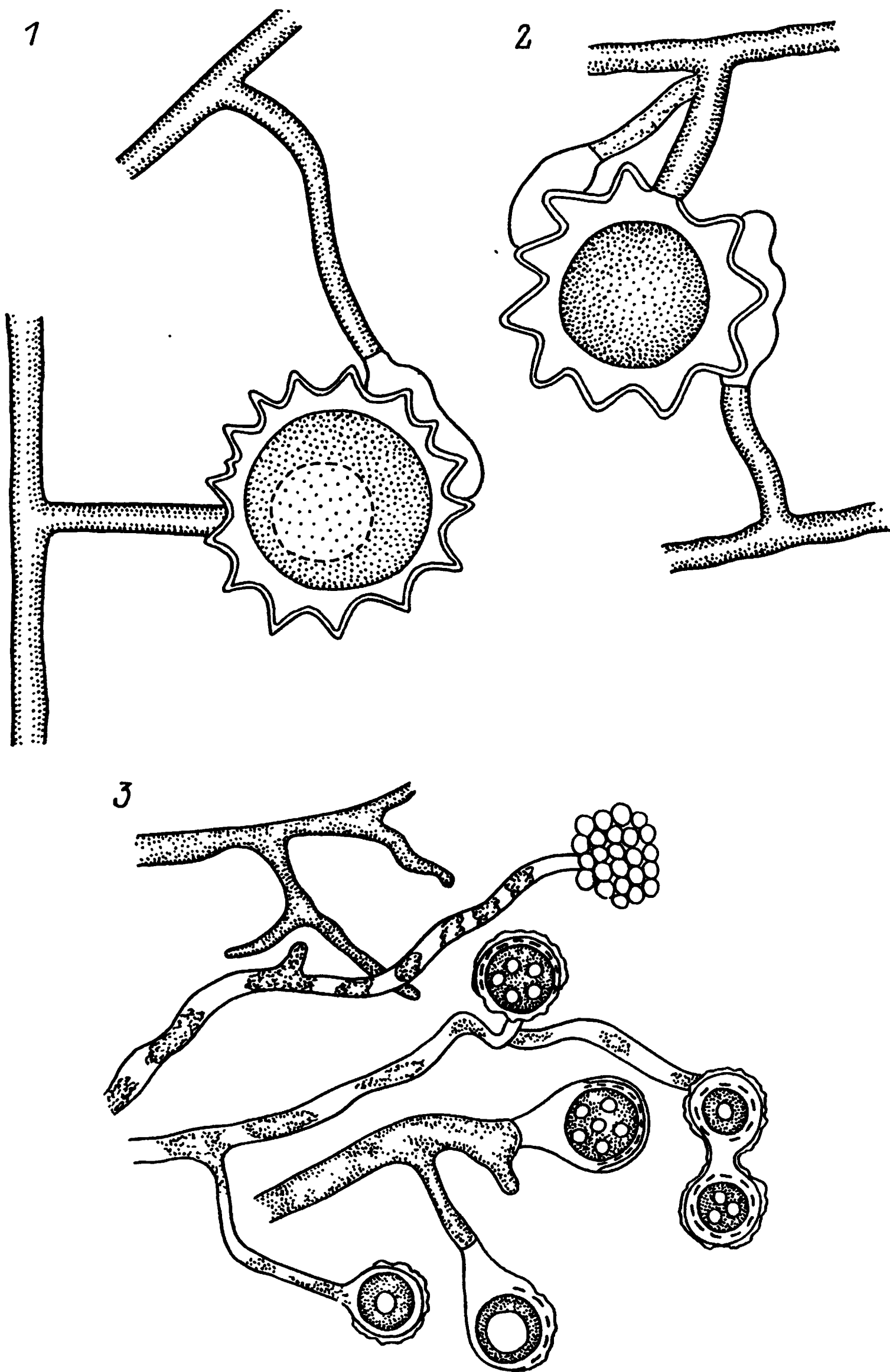


Таблица XVI

1 — Aphanomyces scaber d By.; *2 — A. stellatus* d By.; *3 — A. volgensis* Domashova
(по: Домашова, 1974).

12. *Aphanomyces stellatus* d By., Jahrb. wiss. Bot. 2 : 178, 1860; *A. coniger* Petersen, 1910.

Икон.: De Bary, l.c. 1860, tab. 19, fig. 1—13 (iconotyp); Coker, Saprolegniales, 1923, pl. 56, fig. 1—7; Scott, A monograph of the genus *Aphanomyces*, 1961, pl. VIII, J—L.

Гифы нежные, слаборазветвленные, 5.5—6.5 мкм диам. Зооспорангии терминальные, на концах главных гиф. Зооспорообразование типичное для рода; цисты вторичных зооспор 8.0—8.5 мкм диам. Оогонии терминальные, возникают на главных гифах или боковых ответвлениях, округлые, 22—33 мкм диам., оболочка шиповатая; туповершинные шипы или выросты до 5.5 мкм дл. Антеридии андрогинные, по 1—2 у оогония, антеридиальная ветвь часто разветвленная, антеридиальная клетка короткотрубковидная, крупная. Ооспора округлая, буроватая, одиночная, нередко 2 в оогонии, как правило, аплеротическая, 16—26 мкм диам., с гладкой оболочкой, глобула отсутствует, эксцентрическая. Прорастает ооспора ростковой трубкой (табл. XVI, 2).

Сапротрофы в пресной воде и в почве, паразиты оомицетов рода *Achlya*.

Европ. ч. (Лен., р. Волга), Дальн. Восток (Примор.). — Украина. — Европа (Великобритания, Германия, Дания, Польша, Словакия, Франция, Чехия), Азия (Индия, Япония), Сев. Америка (Аляска, США), Юж. Америка (Бразилия).

Н.В. Сорокин (Sorokin, 1876) отмечал у этого вида округлые, терминальные, одиночные или расположенные в цепочке геммы, хотя наличие гемм не характерно для рода.

13. *Aphanomyces volgensis* Domashova, Микология и фитопатология, 8, 4 : 396, 1974.

Гифы слабо, в основном симподиально разветвленные, 6.5—9.8 мкм диам. Молодые гифы извилистые, иногда почти коленчатые. Зооспорангии терминальные, неотличимые от вегетативной гифы, до 2.5 мм дл. Зооспорообразование типичное для рода; цисты вторичных зооспор 9.0—11.8 мкм диам. Оогонии многочисленные, терминальные или на боковых, довольно длинных ветвях, очень редко интеркалярные, одиночные, иногда в цепочке по 2, шаровидные или грушевидные, 25—43 мкм диам., с оболочкой 1.5 мкм толщ., бугорчатой и с порами. Антеридии отсутствуют. Ооспора округлая, 19.8—26.4(33) мкм диам., центрическая (табл. XVI, 3).

Сапротрофы в воде прудов осетрового рыбоводного завода.

Европ. ч. (Волгоград. — р. Волга).

Отличительной чертой, на основании которой был описан новый вид, явилось отсутствие антеридиев у выделенных изолятов.

Вид *A. gordejewii* Skwartzov (1925) был описан по изоляту, найденному в нитях водорослей *Vaucheria sessilis* и *V. uncinata* в водоеме близ Харбина. Позже (Drechsler, 1929; Sparrow, 1930; Scott, 1961), основыва-

ясь на описании этого вида, высказали предположение, что он не принадлежит к роду *Aphanomyces*, а относится, вернее всего, к роду *Pythium* Pringsh.

Род *Aphanomyces* — один из крупных родов оомицетов. Кроме видов, обнаруженных на территории бывшего СССР, известны следующие: *A. norvegicus* Wille (1899) — паразит вегетативных нитей *Spirogyra*, *Zygnema*, *Maugeotia* и десмидиевых; *A. ovidestruens* Gicklhorn (1923) — паразит *Diaptomus gracialis*; *A. exoparasiticus* Coker et Couch (1926) — паразит *Pythium* sp.; *A. comptostylus* Drechs. (1929) — паразит *Avena sativa*; *A. hydatinae* Valkanov (1931) — паразит *Hydatina senta*; *A. acinetophagus* Bartsh et Wolf (1938) — паразит *Acineta flava*; *A. americanus* (Bartsh et Wolf) Scott (1938) — паразит *Monostyla* sp.; *A. amphigynus* Cutter (1941) — сапротроф на мертвых насекомых в воде; *A. sparrowii* Cutter (1941) — паразит *Nitella flexilis*; *A. apophysii* Lacy (1949) — паразит конъюгирующих нитей *Spirogyra* sp.; *A. daphniae* Prowse (1954) — паразит *Daphnia hyaline*; *A. patersonii* Scott (1956) — паразит *Daphnia* sp.; *A. bosminae* Scott (1961) — паразит *Bosmina* sp.; *A. irregulare* Scott (1961) — сапротроф в воде, паразит *Achlya* sp.; *A. keratinophilus* (Ookubo et Kobayasi) Seymour et Johnson (1973) — сапротроф в почве; *A. brassicae* Sing et Pavgi (1977) — паразит на корнях *Brassica oleraceae*; *A. pisci* Srivastava (1979) — паразит рыб; *A. iridis* Ichitani et Kodama (1986) — вызывает гниль ирисов.

Род 3. APLANOPSIS Höhnk

Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh. 1 : 85, 1952.

Мицелий слаборазвитый, эндо- и экзогенный, гифы тонкие, типа *Leptolegnia*, *Geolegnia*, *Brevilegnia*, 20—150 мкм диам. у основания. Геммы и зооспорангии не известны. Оогонии шаровидные, эллипсоидальные, с гладкой или структурной оболочкой. Антеридии встречаются редко, андрогинные. Ооспора обычно одиночная, аплеротическая или плеротическая, центрическая или субцентрическая. Прорастание не известно.

Паразиты на животном субстрате, выделялись также из засоленной почвы.

Тип рода: *A. terrestris* Höhnk, Veroff. Inst. Meeresforsch. Bremerh. 1, 1 : 52, 1952.

В роде 2 вида. На изучаемой территории известен 1 вид.

1. *Aplanopsis spinosa* Dick, Trans. Brit. Mycol. Soc. 43 : 60, 1960.

Гифы 80—150 мкм диам. Оогонии чаще эллипсоидальные, интеркалярные, реже терминальные, с заметно орнаментированной, шиповатой оболочкой. Антеридии андрогинные или отсутствуют. Ооспора одиночная, субцентрическая (табл. XVII).

Дальн. Восток (Примор.). — Европа (Великобритания).

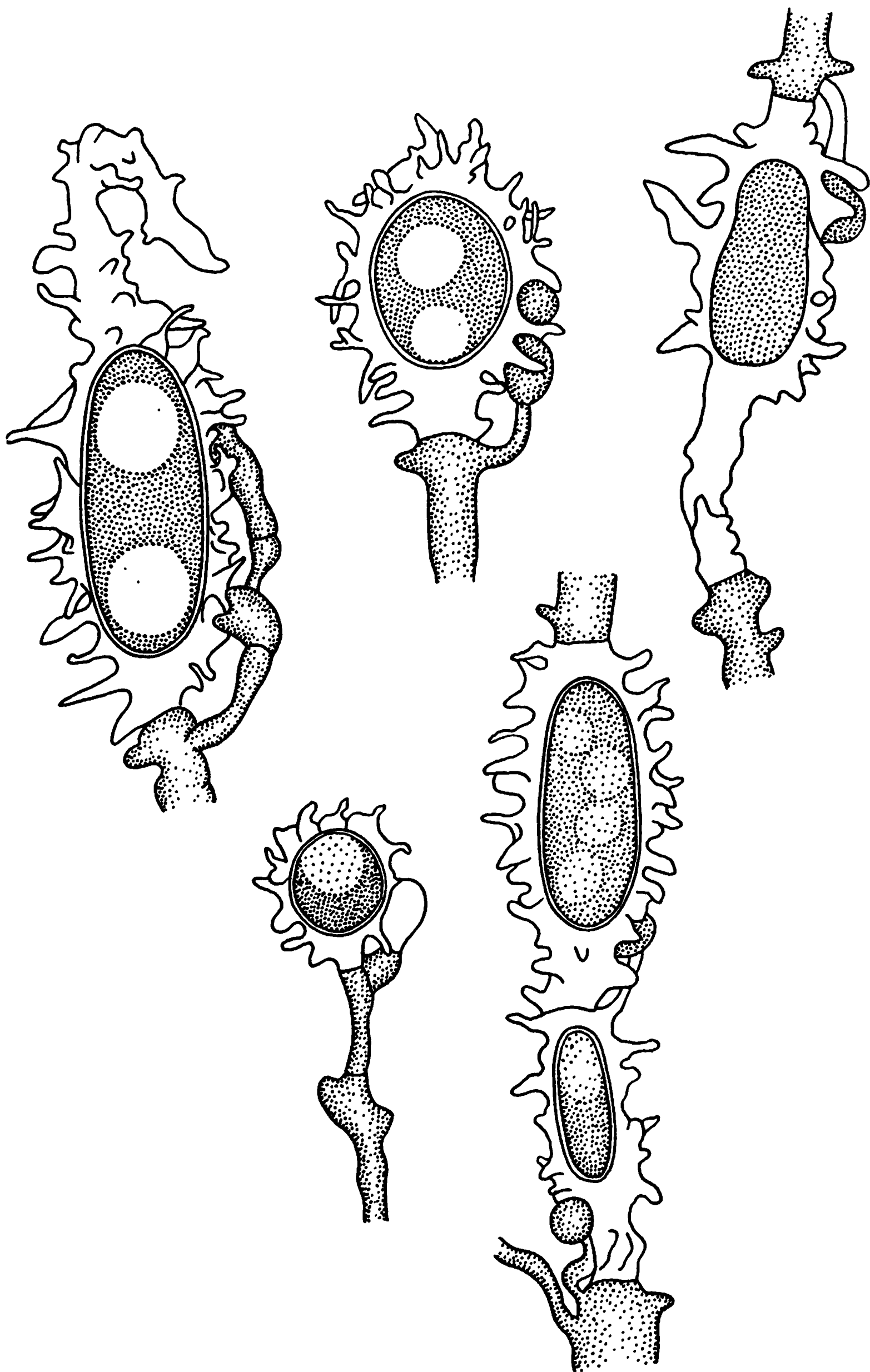


Таблица XVII
Aplanoopsis spinosa Dick (по: Dick, 1960).

in Coker, J. Elisha Mitchell Sci. Soc. 42 : 212, 1927. — *Thraustotheca* Humphrey, 1893, p.p.

Мицелий плотный, гифы упругие. Геммы имеются или отсутствуют. Зооспорангии булабовидные, терминальные, располагаются цимозно или симподиально. Зооспорообразование по траустотекоидному типу, реже по ахлиоидному. Зооспоры очень разнообразные по форме и размерам, даже в одной культуре. Оогонии мелкие, терминальные, латеральные, с гладкой или неровной оболочкой, иногда с несколькими выростами. Антеридии андрогинные, моноклинные, диклинные, по одному у оогония, могут отсутствовать. Ооспора одиночная, округлая, плеро- или аплеротическая, эксцентрическая.

Сапротрофы в сырой почве и на растительных остатках в пресной воде

Тип рода: *B. subclavata* Couch, J. Elisha Mitchell Sci. Soc. 42 : 229, 1927.

Грибы этого рода близки к представителям рода *Thraustotheca*, у них одинаковый механизм освобождения зооспор. Предлагалось (Salvin, 1942) объединить их в роде *Thraustotheca*, в котором выделить 2 подрода: *Euthraustotheca* Salvin и *Brevilegnia* (Coker et Couch) Salvin.

В роде 12 видов. На изучаемой территории известны 2 вида.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

- | | |
|---|--------------------------|
| 1. Антеридии отсутствуют или андрогинные | 2. <i>B. unisperma</i> . |
| — Антеридии диклинные, редко андрогинные, моноклинные . . . | |
| | 1. <i>B. diclina</i> . |

1. *Brevilegnia diclina* Harvey, J. Elisha Mitchell Sci. Soc. 42 : 243, 1927.

Икон.: Harvey, l.c. 1927, tab. 44, 45 (iconotyp.).

Гифы маловетвистые, (5)10—20(40) мкм диам. Геммы отсутствуют или очень редки. Зооспорангии формируются на главных гифах симподиально. Они цилиндрические, овальные или булабовидные, 100—140 × 25—50 мкм. Споры в зооспорангии располагаются в 1—2 ряда, после разрушения оболочки зооспорангия более мелкие споры (10—12 мкм) превращаются во вторичные зооспоры, а более крупные (15—25 мкм) остаются апланоидными; вторичные зооспоры после подвижной стадии инцистируются; циста 10—12 мкм. Оогонии формируются на вторичных гифах 5—8 мкм толщ., они округлые или неправильной формы, с неровной оболочкой, 21—25(33) мкм диам. Антеридии диклинные, редко андрогинные или моноклинные, антеридиальная ветвь часто разветвленная. Ооспора 19—25 мкм диам., плеро- или аплеротическая (табл. XVIII, 1).

Сапротрофы в пресной воде, сырой песчаной почве; отмечены в теплицах и оранжереях.

Европ. ч. (Лен.), Зап. Сибирь (Алт.), Дальн. Восток (о.Кунашир). — Украина, Кавказ (Азербайджан, Грузия), Казахстан, Ср. Азия (Туркме-

ния, Узбекистан). — Европа (Великобритания, Германия, Польша, Словакия, Чехия), Азия (Индия), Сев. Америка (США).

Изучалась цитология репродуктивных органов (Cooper, 1929).

2. *Brevilegnia unisperma* (Coker et Braxton) Coker et Braxton in Coker, J. Elisha Mitchell Sci. Soc. 42 : 212—213, 1927. — *Thraustotheca unisperma* Coker et Braxton, 1926.

Икон.: Coker et Braxton, l.c. 1927, tab. 11, fig. 1—7, tab. 12, fig. 1—6.

Гифы разной толщины, главные — толще, до 30—40 мкм. Геммы отсутствуют. Зооспорангии возникают терминально на гифе, которая, как бы смещаясь вбок, продолжает рост; они цилиндрические, булаво-видные, $200 \times 60—70$ мкм. В зооспорангии формируются неподвижные, угловатые или округлые споры, 9—12(20) мкм, располагающиеся в несколько рядов; они освобождаются после разрушения (растворения) оболочки зооспорангия, мелкие споры превращаются во вторичные зооспоры, которые, проплавав некоторое время, инцистируются. Оогонии латеральные, на тонких вторичных гифах, округлые, 15—30 мкм диам., с оболочкой волнистой или с неравномерными вздутиями и выростами. Антеридий андрогинный, часто отсутствует. Ооспора 12—20 мкм диам., аплеротическая.

Сапротрофы в сырой почве.

Европ. ч. (Лен.), Дальн. Восток (Примор., о. Сахалин). — Европа (Германия), Сев. Америка (США).

У вида *B. unisperma* выделяли 3 разновидности: var. *litoralis* Coker et Braxton (1927), var. *montana* Coker et Braxton (1927) и var. *delica* Coker et Alexander (1927), которые отличались от типовой разновидности в основном соотношением количества оогониев с антеридиями и без них. Две последние разновидности были позже (Johnson, 1977a) отнесены к виду *B. montana* (Coker et Braxton) Johnson.

В роде *Brevilegnia* известны еще виды: *B. linearis* Coker et Braxton (1927), *B. bispora* Couch (1927),* *B. megasperma* Harvey (1930), *B. variabilis* Indoh (1941), *B. longicaulis* Johnson (1950), *B. parvispora* Höhnk (1952), *B. minutandra* Höhnk (1952), *B. crassa* Rossi-Valderrama (1956), *B. irregularis* Rossi-Valderrama (1956), *B. megasperma* var. *brevicaulis* Rossy-Valderrama (1956), *B. globosa* Ziegler (1958), *B. montana* (Coker et Braxton) Johnson (1977).

Таксономическое положение отдельных видов не совсем ясно. Существует мнение (Langsam, 1987), что диагноз вида *B. globosa* не совсем соответствует роду *Brevilegnia* и вид, вероятно, должен быть исключен из него. Нет единой точки зрения на вид *B. bispora*. Его рассматривали в роде *Achlya*, создав новую комбинацию *Achlya bispora* (Langsam, 1986). Кроме этого, в литературе встречаются исключенные из рода виды:

*Т.А. Яценко (19926), которая изучала материалы немецкого профессора Хенка (Höhnk), работавшего в Никитском ботаническом саду (Крым) в 1946—1947 гг., считает, что здесь в числе других низших грибов им были обнаружены виды *Achlya conspicua*, *Brevilegnia bispora*, *B. megasperma* var. *brevicaulis*.

B. subterranea Sorgel как не имеющий точного диагноза (Langsam, 1987), а также *B. gracilis* van Eek и *B. macrospora* van Eek, которые, судя по описаниям репродуктивной стадии, не могут относиться к роду *Brevilegnia* и предположительно отнесены к роду *Pythium* (Sorenson, 1968). По мнению Салвина (Salvin, 1942), виды, описанные как *B. diclina*, *B. linearis*, *B. megasperma*, *B. unisperma*, должны быть объединены в один вид — *Thraustotheca unisperma* Coker et Braxton.

Род 5. CALYPTRALEGNIA Coker

J. Elisha Mitchell Sci. Soc. 42 : 219, 1927.

Гифы толстые, слабо или умеренно разветвленные, широкие в основании, сужающиеся к апикальному концу. Геммы отсутствуют или очень малочисленные. Зооспорангии цилиндрические, булавовидные до ладьевидных, терминальные или латеральные. Зооспоры диморфные, первичные инцистируются внутри зооспорангия, цисты угловатые. Зооспорангии открываются на вершине, отделяя кончик перегородкой наподобие крышечки. Зооспоры в состоянии цисты освобождаются после открывания крышечки и разносятся потоками воды; вторичные зооспоры появляются из цисты, после ее остановки и периода покоя. Оогонии терминальные или латеральные, на коротких боковых ветвях, оболочка гладкая, без пор. Антеридии андрогинные, моноклинные, редко диклинные. Ооспоры по 1—8 в оогонии, центрические, эксцентрические, субэксцентрические.

Сапротрофы в воде и влажной почве.

Тип рода: *C. achlyoides* (Coker et Couch) Coker.

В роде 2 вида, оба найдены на изучаемой территории.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. Зооспорангии чаще терминальные; антеридии андрогинные, моноклинные, редко диклинные; ооспора центрическая, редко субэксцентрическая 1. *C. achlyoides*.
- Зооспорангии чаще латеральные; антеридии обычно диклинные; ооспора эксцентрическая 2. *C. ripariensis*.

1. *Calyptralegnia achlyoides* (Coker et Couch) Coker, J. Elisha Mitchell Sci. Soc. 42 : 219, 1927. — *Thraustotheca achlyoides* Coker et Couch, 1923.

Икон.: Coker, l.c. 1927, tab. 8 (iconotyp.); Cejp, Flora ČSR, 1. Oomycetes, 1954, fig. 106.

Гифы до 200 мкм толщ. Геммы малочисленные. Зооспорангии цилиндрические, 40—70 × 400—900 мкм, формируются преимущественно терминально, как на главных, так и на боковых ветвях. Зооспорообразование типичное для рода. Циста угловатая, 12 мкм диам.; из этих цист выходят зооспоры, которые после подвижного периода превращаются в округлые цисты, тоже 12 мкм диам. Оогонии латеральные, на боковых гифах, округлые, 60—100 мкм диам., с гладкой оболочкой.

Антеридии андрогинные, моноклинные, чаще отсутствуют, очень редко диклинные, по 1 у оогония. Ооспоры округлые, 40—60 мкм диам., с гладкой оболочкой, центрические, по 1—3 в оогонии, редко субэксцентрические (табл. XVIII, 2).

Сапротрофы в пресной воде и влажной почве.

Европ. ч. (Лен.), Зап. Сибирь (Алт.), Дальн. Восток (Примор.). — Латвия, Украина, Кавказ (Грузия, Азербайджан), Ср. Азия (Туркмения). — Европа (Великобритания, Германия), Сев. Америка (США).

2. *Calyptralegnia ripariensis* Höhnk, Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh. 2 : 232, 1953.

Икон.: Höhnk, l.c. 1953, S. 232, Pl., sine numero (iconotyp.).

Гифы густо переплетенные, (30)50—85(115) мкм диам. Геммы отсутствуют. Зооспорангии цилиндрические, нитевидные, (145)225—560 (1050) × 40—60(95) мкм, латеральные, реже терминальные. Зооспорообразование типичное для рода. Оогонии многочисленные, латеральные или терминальные, шаровидные, (50)60—85(130) мкм диам., оболочка гладкая, оогониальная ветвь часто согнута. Антеридии диклинные, реже моноклинные; антеридиальная ветвь может быть разветвленная, 7—11 мкм шир.; антеридиальная клетка трубковидная, булавовидная, соприкасается с оогонием боковой частью. Ооспоры округлые, по 1—4(8) в оогонии, (33)40—60(75) мкм диам., с гладкой оболочкой, эксцентрические, редко субэксцентрические.

Сапротрофы в пресной воде и влажной почве, обнаружены в сточных водах.

Европ. ч. (Карелия). — Украина. — Европа (Германия).

Род 6. *DICTYUCHUS* Leitgeb

Bot. Ztg. 26 : 503, 1868.

Гифы разветвленные, густо расположенные. Геммы отсутствуют или малочисленные. Зооспорангии возникают терминально, часто в пучке по 2—3 или симподиально, один над другим, цилиндрические, веретеновидные, часто опадают и свободно плавают. Первичные зооспоры формируются в зооспорангии и там же инцистируются, вторичные выходят каждая из отдельного вместилища через выводные трубки на боковой поверхности зооспорангия, оставляя в опустевшем зооспорангии сеть пустых оболочек. Иногда зооспорообразование по типу *Achlya*. Оогонии терминальные, шаровидные, с гладкой оболочкой, без пор. Антеридии андрогинные, моноклинные, реже диклинные, могут совсем отсутствовать, булавовидные, 1—2 у оогония. Ооспора чаще одиночная, но встречается и до 20 ооспор в одном оогонии. Организм бывает гетероталличен, гомоталличен, ооспора может формироваться партеногенетически.

Сапротрофы на растительных остатках в пресной воде, отмечен как паразит рыб.

Тип рода: *D. monosporus* Leitgeb.

В роде 7 видов. На изучаемой территории известны 2 вида.

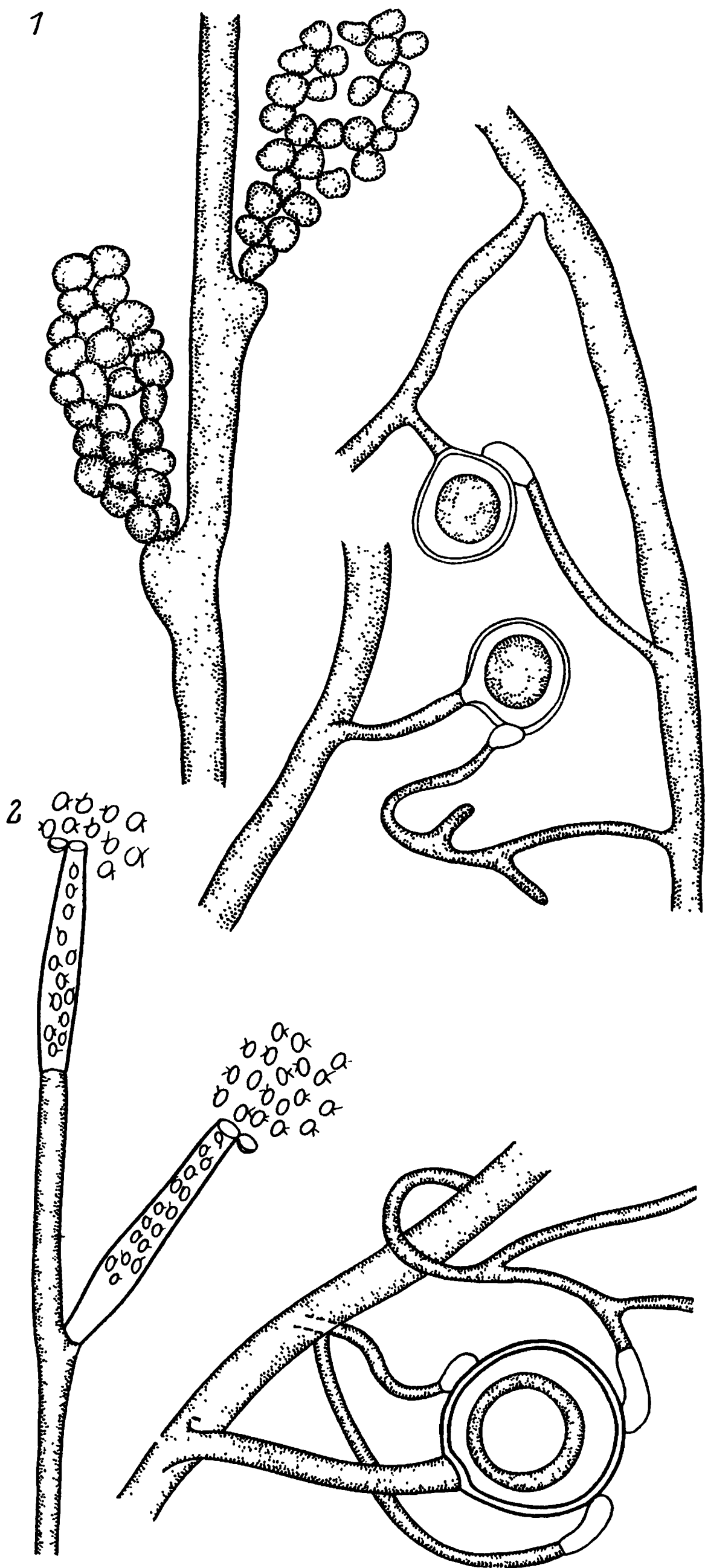


Таблица XVIII

1 — *Brevilegnia diclina* Harvey; 2 — *Calyptralegnia achlyoides* (Coker et Couch) Coker.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. Гифы до 100—120 мкм диам. Ооспора чаще одиночная 1. *D. monosporus*.
- Гифы тонкие, до 25 мкм диам. Ооспор в оогонии до 10 2. *D. polysporus*.

1. *Dictyuctus monosporus* Leitgeb, Jahrb. wiss. Bot. 7 : 357, 1869; *D. magnusii* Lindstedt, 1872; *D. carpophorus* Zopf, 1912; *D. sterile* Coker, 1923; *D. anomalus* Nagai, 1931.

Икон.: Leitgeb, l.c. 1869, 7, tab. 22, fig. 1—12, tab. 23, fig. 1—8 (iconotyp.).

Колонии снежно-белые, гифы до 100—120 мкм диам. в основании, после ветвления 60—70 мкм диам. Геммы, как правило, отсутствуют. Зооспорангии терминальные, возникают пучком по 2—3 или один над другим, удлинено-цилиндрические, булавовидные, 200—900 мкм дл. Зооспоры расположены в 1—2 ряда, каждая выходит через индивидуальное отверстие на боковой поверхности зооспорангия; цисты 14—16 мкм диам. Оогонии терминальные, часто формируются кучно, шаровидные, 30—40(50) мкм диам., с гладкой оболочкой. Антеридии андрогинные, диклинные, булавовидные, по 2—3 у оогония. Ооспора чаще одиночная, эксцентрическая, (18)20—30(44) мкм диам. (табл. XIX, 1).

Сапротрофы на растительных остатках в пресной воде и почве, известны на рыбах.

Широко распространен на изученной территории. — Известны находки на всех континентах, кроме Африки.

В дельте р. Волги *D. monosporus* обнаружен как возбудитель болезни икры белорыбицы (Домашова, 1971; Ларцева, Дудка, 1985) и других рыб (Ларцева, 1986).

Изучались гетероталличность и наличие половых гормонов у *D. monosporus* (Couch, 1926; Sherwood, 1965, 1966, 1968, 1969, 1971), зооспорообразование (Weston, 1919; Heath, Greenwood, 1970; Padgett, Seymour, 1974), наличие стеролов (Berg et al., 1985) и ферментов (Fox, Wolf, 1977).

2. *Dictyuchus polysporus* Lindstedt, Syn. Saproth.: 119, 1872; *Protoachlya polyspora* (Lindstedt) Apinis (1930).

Икон.: Lindstedt, l.c. 1872, tab. 2, 3 (iconotyp); Apinis, Acta Horti bot. Univ. Latv. 4, (1929) 1930 : 224.

Гифы очень тонкие, 8—15(25) мкм диам. Геммы отсутствуют. Зооспорангии булавовидные, терминальные, возникают цимозно или в базипетальной последовательности, редко интеркалярные. Зооспорообразование по диктиоидному типу, редко по ахлиоидному. Цисты 12—15 мкм диам. Оогонии терминальные или интеркалярные, иногда в цепочке, шаровидные, удлинено-шаровидные, 28—60 × 45—80 мкм диам., если терминальные, то с вершинной папиллой; оболочка гладкая. Антеридии андрогинные, булавовидные, по 1 не у каждого оогония. Ооспор по 1—7(10) в оогонии, центрические, 20—27 мкм диам.

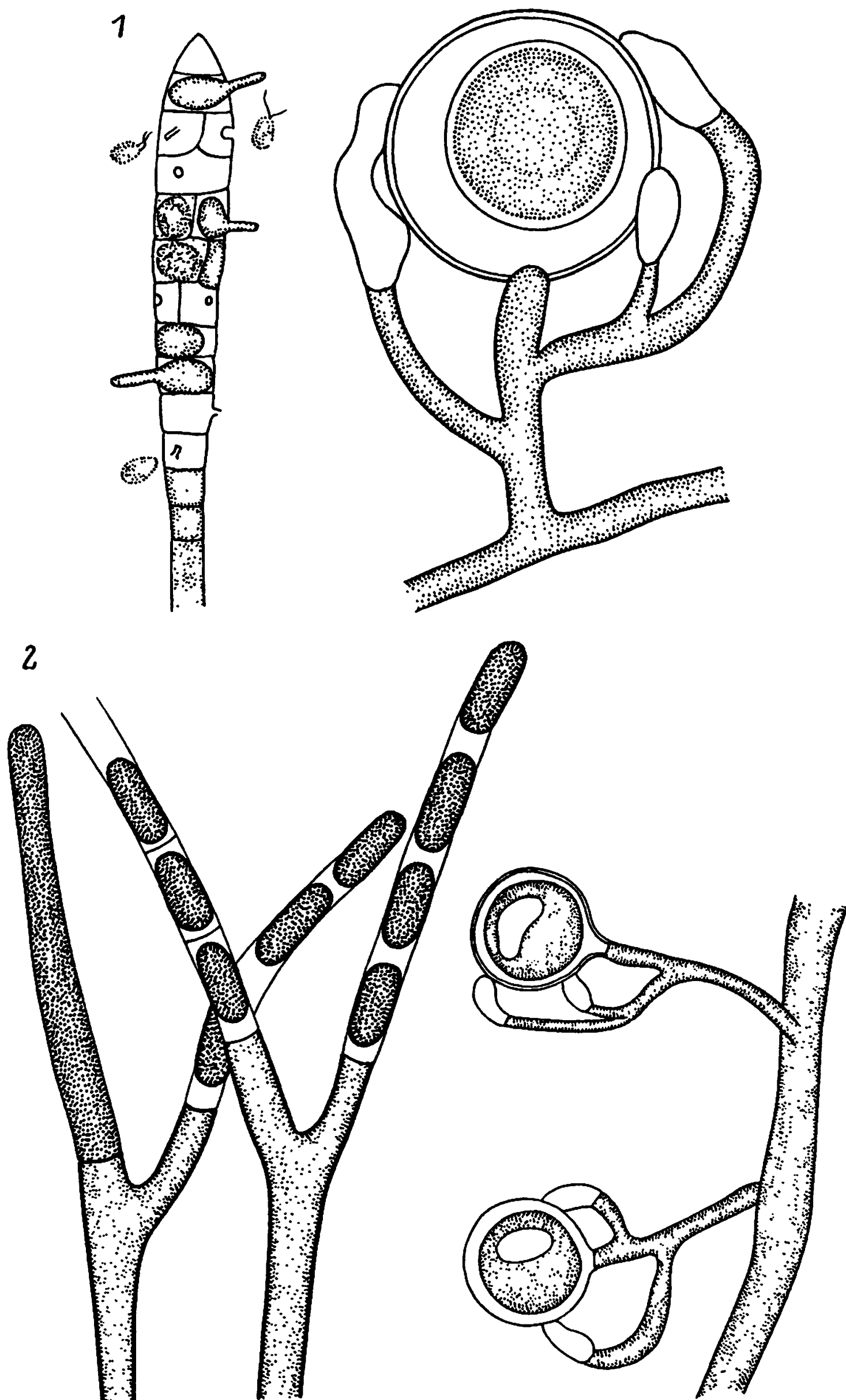


Таблица XIX

1 — *Dictyuchus monosporus* Leitgeb; 2 — *Geolegnia septisporangia* Coker et Harvey.

Сапротрофы на растительных остатках в воде, во влажной почве, под мхом.

Европ.ч. (Лен.). — Латвия. — Европа (Германия, Чехия, Словакия).

Известны еще виды: *D. achlyoides* Coker et Alexander (1927), *D. missouriensis* Couch (1941), *D. pseudodictyon* Coker et Braxton (1931), *D. pseudoachlyoides* Beneke (1948), *D. missouriensis* Couch var. *moruzii* Toma (1970), *D. variabilis* (Indoh) Chiou et Chang (1976) = *Brevilegnia variabilis* Indoh (1941); *D. lucknowensis* Rai et Misra (1978). Относительно *D. sterile* Coker (1923) есть мнение, что это самостоятельный вид (Srivastava, Mekrani, 1980; Mer, Kuhlbe, 1984), но так как для представителей рода *Dictyuchus* известна гетероталличность, то отсутствие у изолята полового размножения вряд ли можно считать видовым признаком. Поэтому, вероятно, прав Цейп (Sejr, 1959), который считает *D. sterile* синонимом *D. monosporus*. Подробное изучение ряда видов этого рода было проведено в Ираке (Rattan et al., 1978); по мнению авторов, *D. pseudodictyon* является синонимом *D. carpophorus* Zopf (1893), а значит, и вида *D. monosporus*, синонимом которого признается *D. carpophorus*.

Род 7. GEOLEGNIA Coker

in Harvey, J. Elisha Mitchell Sci. Soc. 41 : 153, 1925.

Гифы тонкие, слаборазветвленные. Геммы немногочисленные или отсутствуют. Спорангии терминальные, редко интеркалярные, нитевидные. Споры крупные, многоядерные, апланетические, располагаются в один ряд, освобождаются при разрушении тонкой оболочки спорангия, прорастают ростковой трубкой, цисты толстостенные. Оогонии многочисленные, округлые, цилиндрические, неправильной формы, с гладкой оболочкой. Антеридии, как правило, андрогинные. Ооспора одиночная, эксцентрическая.

Сапротрофы во влажной почве.

Тип рода: *G. inflata* Coker et Harvey.

В роде 3 вида. На изучаемой территории известны 2 вида.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. Споры в спорангии округлые, овальные, иногда неправильной формы. Оогонии 15—19 мкм диам. 1. *G. inflata*.
- Споры в спорангии удлиненные, цилиндрические, часто отделены друг от друга перегородкой. Оогонии 20—35 мкм диам. 2. *G. septisporangia*.

1. *Geolegnia inflata* Coker et Harvey in Harvey, J. Elisha Mitchell Sci. Soc. 41 : 154, 1925.

Икон.: Harvey, l.c. 1925, tab. 12—15 (iconotyp.).

Гифы ровные, 15—22 мкм диам. Геммы не обнаружены. Спорангии терминальные, представляют собой отделяемые перегородкой концы многоядерных гиф, до 120—130 мкм дл.; если интеркалярные, то рас-

полагаются близко от терминальных. Споры в количестве (3)4—8(15), разные по размеру и форме, но чаще округло-овальные, эллипсоидальные, бобовидные, (8)14—21(25) мкм дл. Апланетические споры освобождаются при разрушении оболочки спорангия и, минуя подвижную стадию, прорастают ростковой трубкой. На вторичных, более тонких гифах формируются многочисленные оогонии 15—19 мкм диам., округлые, с гладкой оболочкой до 2 мкм толщ. Антеридии андрогинные, очень редко диклинные, как правило, одиночные, у половины оогониев вообще отсутствуют. Ооспора одиночная, эксцентрическая, 11—16 мкм диам., с одной крупной глобулой.

Сапротрофы во влажной почве, часто на дне водоемов.

Зап. Сибирь (Алт.). — Европа (Германия, Словакия, Чехия), Сев. Америка (США).

2. *Geolegnia septisporangia* Coker et Harvey in Harvey, J. Elisha Mitchell Sci. Soc. 41 : 155, 1925.

Икон.: Harvey, l.c. 1925, tab. 16 (iconotyp.); ibid. 1927, 42, tab. 42, fig. 8—23.

Гифы 12—20 мкм диам., темного цвета. Геммы немногочисленные. Спорангии терминальные, редко интеркалярные, 12—20 × 100—135 мкм., располагаются в базипетальной последовательности. Споры в количестве 2—5(15), располагаются в один ряд, цилиндрические, иногда между ними образуется перегородка, инцистируются внутри спорангия, освобождаются при разрушении его оболочки, прорастают ростковой гифой, на конце которой может формироваться оогоний. Оогонии многочисленные, терминальные, на боковых, вторичных гифах, 20—35 мкм диам., с гладкой оболочкой. Антеридии андрогинные, 1—4 у оогония, иногда антеридиальная ветвь разветвленная и несет 2 антеридия. Ооспора одиночная, эксцентрическая, 18—28 мкм диам., с оболочкой до 2 мкм толщ. (табл. XIX, 2).

Сапротрофы во влажной почве, часто в болоте под мхом.

Европ. ч. (Лен.). — Молдова, Эстония. — Европа (Германия), Сев. Америка (США).

Описан еще один вид *G. intermedia* Höhnk (1952), который по всем морфологическим параметрам занимает промежуточное положение между *G. inflata* и *G. septisporangia*, что, по-видимому, и подчеркнул автор его видовым названием.

Род. 8. LEPTOLEGNIA d By.

Bot. Ztg. 46 : 609, 1888.

Гифы длинные, слабые, неупругие, слабоветвящиеся. Геммы известны у отдельных видов. Зооспорангии нитевидные, довольно длинные, по ширине равны толщине гиф, терминальные, иногда разветвленные. Зооспоры дипланетические, внутри зооспорангия располагаются в один ряд. Оогонии боковые, возникают на коротких боковых ответвлениях гиф, мелкие, округлые, с гладкой, иногда бородавчатой оболочкой, пор нет. Антеридии часто отсутствуют; если есть, то диклинные, андро-

гинные, с грушевидной антеридиальной клеткой. Ооспора одиночная, плеротическая, эксцентрическая.

Сапротрофы в воде и почве, паразиты икры рыб, личинок комаров, пресноводной нематоды, мелких беспозвоночных, чаще всего морских.

Тип рода: *L. caudata* d By.

В роде 7 видов. На изучаемой территории известны 2 вида.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. Паразит на яйцах баянуса; цисты 3.4—7.5 мкм диам. . 2. *L. pontica*.
— Сапротроф в воде и почве, паразит икры рыб; цисты 12.5—13.5 мкм диам. 1. *L. caudata*.

1. *Leptolegnia caudata* d By., Bot. Ztg. 46 : 631, 1888.

Икон: De Bary, l.c. 1888, tab. 9, fig. 5 (iconotyp.).

Мицелий поникший, гифы слаборазветвленные, 10—18 мкм диам. Зооспорангии нитевидные, до 880 мкм дл. Зооспоры диморфные, сначала угловатые, неправильной формы, позже округлые, дипланетические; цисты 12.5—13.5 мкм диам. Оогонии возникают на коротких боковых гифах, терминально, в старых культурах могут образовываться интеркалярно и в цепочке по 2—3, округлые, 30—50 мкм диам., с гладкой оболочкой или несколькими сосочковидными выростами. Антеридии по одному или несколько у оогония, диклинные; антеридиальная клетка грушевидная. Ооспора одиночная, округлая или слегка неправильной формы, с толстой, как бы двойной оболочкой (табл. XX, 1).

Сапротрофы во влажной почве и воде, на остатках растительного и животного происхождения. Паразиты икры севрюги и некоторых других рыб, возможно паразитируют на рачке *Leptodora kindtii*. Отмечен в сточных водах (Skwortzov, 1925).

Европ. ч. (Твер., Смол., р.Волга). — Украина. — Европа (Германия, Дания, Чехия, Словакия, Швейцария), Азия (Индия, Китай, Япония), Сев. Америка (США), Юж. Америка (Бразилия).

Изучалось спорообразование (Coker, 1923; Couch, 1932; Matthews, 1932).

2. *Leptolegnia pontica* Artemtchuk, Новости сист. низш. раст. 5 : 77, 1968.

Икон.: Артемчук, цит. соч., с. 78, рис. 1—12 (iconotyp.).

Мицелий интра- и экстрематрикальный, обильно разветвленный, гифы 4.8—12 мкм толщ., протоплазма зернистая, с большим числом крупных капель масла. Геммы многочисленные. Зооспорангии нитевидные, образуются на концах экстрематрикальных гиф. Зооспоры первичные, 3.4—4.2 × 5.2—7.5 мкм. Оогонии на коротких гифах или сидячие на выступе, сферические, реже слегка овальные, тонкостенные, гладкие, редко с одним сосочковидным выростом, (8.3)10.5—14.5 мкм диам.

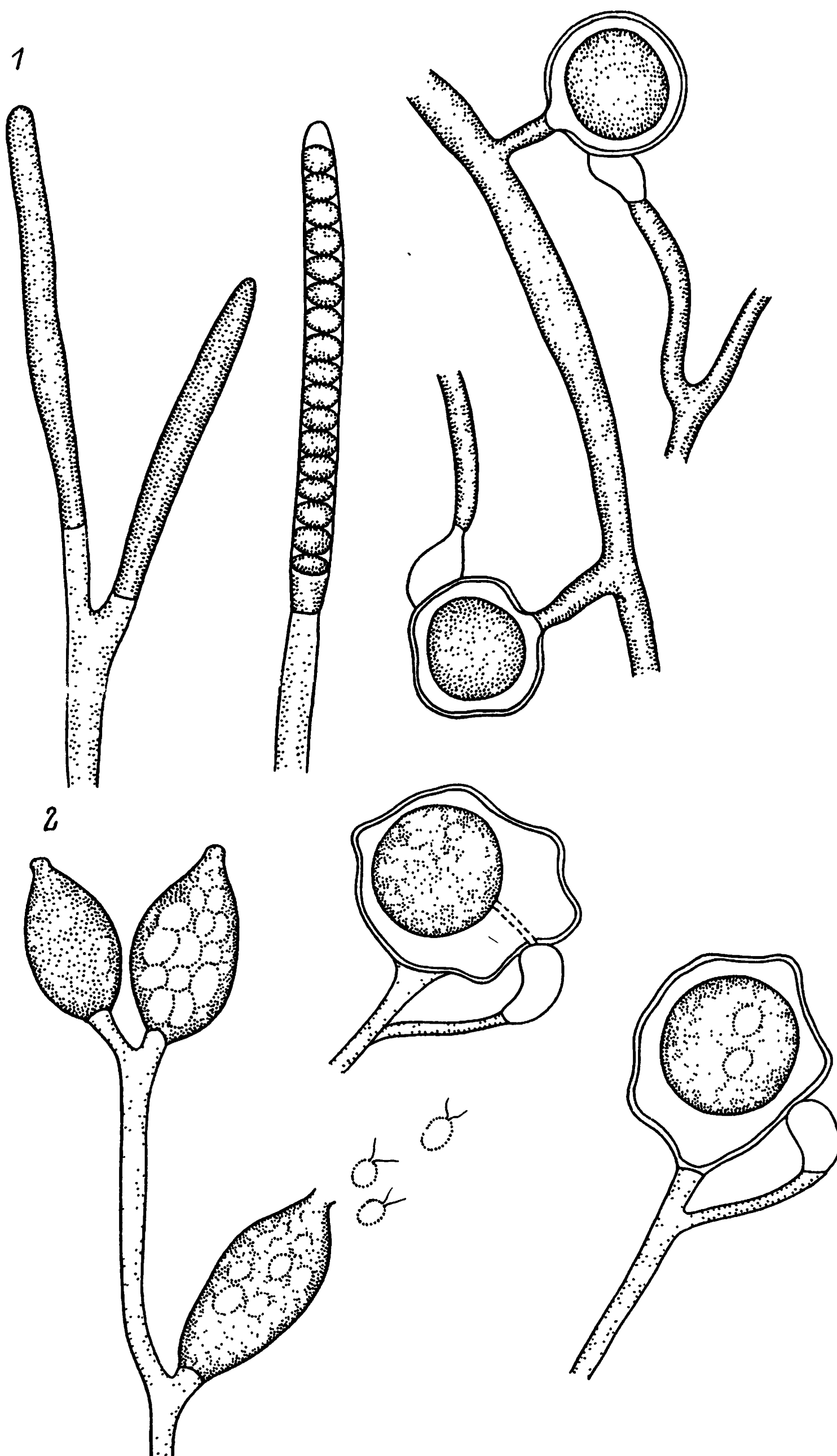


Таблица XX

1 — *Leptolegnia caudata* d By.; 2 — *Pythiopsis cymosa* d By.

Антеридии не известны. Ооспора одиночная, округлая, 16.5—20.7 мкм диам., с оболочкой 1.5—2.3 мкм толщ.

Паразиты на яйцах баянуса — *Balanus improvisus* и *B. eburneus*.

Европ. ч. (Черное море).

Вид морфологически близок к *L. marina* Atkins (1954), от которого отличается более мелкими зооспорами, оогониями, отсутствием антеридиев (у *L. marina* антеридий гипогинный), толщиной гиф и организмом, на котором паразитирует. *L. marina* поражает яйца, эмбрионы и тело краба *Pinnotheres pissum* (Артемчук, 1968). В настоящее время вид *L. marina* считается синонимом *Leptolegniella marina* (Atkins) Dick (1971).

Имеются сведения (Морозова-Водяницкая, 1938), что в Черном море на морской траве *Zostera marina* обнаружена *Leptolegnia* sp.

Кроме видов *Leptolegnia*, о которых говорилось выше, описаны еще *L. subterranea* Coker et Harvey (1925), *L. eccentrica* Coker et Matthews (1927), выделенные из почвы, а также паразитные виды *L. baltica* Höhnk et Vallin (1953) на планктоне *Eurytemora hirundoides*; *L. chapmanii* Seymour (1984) на личинках комаров. Все эти виды отличаются главным образом расположением антеридия у оогония и организмом-хозяином.

Род 9. PYTHIOPSIS d By.

Bot. Ztg. 46 : 609, 1888.

Гифы тонкие, разветвленные. Геммы многочисленные, по форме напоминают зооспорангии, располагаются часто цепочкой. Зооспорангии округлые, булавовидные, яйцевидные, грушевидные, неправильной формы, удлинённые, с сосочковидным выростом на апикальной части. Первые зооспорангии формируются терминально на гифе, последующие — сбоку, на небольшом расстоянии от основания первого. Иногда возникает пучок или гроздь зооспорангиев. Зооспоры мономорфные, известны только первичные, которые сформировавшись внутри зооспорангия, покидают его через верхушечное выводное отверстие. Оогонии чаще терминальные, округлые, грушевидные, овальные, с оболочкой гладкой, волнистой или с несколькими сосочковидными выростами, без пор. Антеридий чаще одиночный, андрогинный, моноклинный, редко диклинный; антеридиальная клетка коротко вздутая. Ооспора эксцентрическая, центрическая, одна или несколько в оогонии.

Сапротрофы на растительных остатках в пресной воде или влажной почве, чаще в холодное время.

Тип. рода: *P. cymosa* d By.

В роде 6 видов, на изучаемой территории известны 2.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

- 1. Зооспорангии округлые, булавовидные; оболочка оогониев чаще с небольшими сосочковидными выростами 1. *P. cymosa*.
- Зооспорангии разной формы; оболочка оогониев чаще гладкая 2. *P. humphreyana*.

1. *Pythiopsis cymosa* d By., Bot. Ztg. 46 : 631, 1888.

Икон.: De Bary, l.c. 1888, tab. 9, fig. 1 (iconotyp.).

Гифы 4.5—22.5 мкм диам. Геммы встречаются нечасто. Зооспорангии округлые или булавовидные, 20—25 мкм шир., с сосочковидным выростом на апикальном конце. Цисты 8.5—11 мкм диам. Оогонии терминальные, интеркалярные, округлые, 18—30 мкм диам., оболочка с небольшими сосочковидными выростами, иногда гладкая. Антеридий андрогинный, моноклинный, редко диклинный, иногда по 2 у оогония. Ооспора одиночная, редко встречаются две, 15—25 мкм диам., центрическая, реже эксцентрическая (субэксцентрическая) (табл. XX, 2).

Сапротрофы на растительных остатках в воде и сырой почве. Чаще выделяются в холодное время года.

Европ. ч. (р. Волга), Дальн. Восток (Примор., о. Кунашир). — Латвия, Украина, Кавказ (Грузия, Азербайджан), Казахстан, Ср. Азия (Узбекистан). — Европа (Великобритания, Германия, Франция, Словакия, Чехия, Швеция), Азия (Тайланд, Япония), Сев. Америка (Канада, США), Центр. Америка (Панама).

2. *Pythiopsis humphreyana* Coker, Mycologia, 6 : 292, 1914.

Икон.: Coker, l.c. 1914, tab. 148 (iconotyp.), *ibid.*, 1923, tab. 2.

Гифы 5—20 мкм диам. Геммы многочисленные. Зооспорангии шаровидные, яйцевидные, удлинённые, булавовидные и неправильной формы, с коротким или значительно выступающим сосочковидным апикальным выростом. Цисты 9 мкм диам. Оогонии округлые, 30—45 мкм диам., иногда овальные, 45—70 × 30—45 мкм, с гладкой или волнистой оболочкой, терминальные, реже на боковых гифах, латеральные, чаще по 2 рядом. Антеридии андрогинные. Ооспоры по 1—3 в оогонии, 30—35 мкм диам., центрические, эксцентрические.

Сапротрофы на растительных остатках в воде, чаще выделяются в холодное время года.

Европ. ч. (Лен.), Зап. Сибирь (Алт.). — Европа (Дания), Азия (Индия), Сев. Америка (Канада, США).

Виды *P. cymosa* и *P. humphreyana* морфологически очень близки, часто трудноразличимы, некоторые исследователи считают, что это один вид.

В роде *Pythiopsis* были описаны еще виды: *P. subcentrica* Chiou et Chang (1976), *P. terrestris* Chiou et Chang (1976). Описанные ранее *P. intermedia* Chandhuri et Banerjee (1942) и *P. papillata* Ookubo et Kobayasi (1955) вызывают сомнение как в отношении видовой самостоятельности, так и родовой принадлежности (Dick, 1973).

Nova Acta Acad. Leop.-Carol. 11 : 513, 1823, emend. Seymour, The genus *Saprolegnia* : 19, 1970; *Diplanes* Leitgeb, 1868; *Isoachlya* Kauffman, 1921; *Archilegnia* Apinis, 1935; *Cladolegnia* Johannes, 1955; *Scoliolegnia* Dick, 1969.

Колонии войлочные, тяжевидно-войлочные или щетковидные, с упругими торчащими гифами. Гифы прямые, извилистые или разветвленные, от 10 до 80 мкм диам., у большинства видов 30—40 мкм диам., шиловидные, утончающиеся от основания к верхушечной части. Геммы разнообразные по форме и размерам, часто в виде утолщенного участка гифы; прорастают одной или несколькими вегетативными гифами, могут функционировать как зооспорангий или оогоний. Зооспорангии нитевидные, цилиндрические, булавовидные, терминальные, с верхушечной выводной порой, пролиферирующие (последующий возникает внутри предыдущего). Зооспоры диморфные, моно-, ди- и полипланетические. Обычно первичные зооспоры формируются внутри зооспорангия и покидают его через верхушечную пору. Проплавав несколько минут, они округляются, инцистируются. После непродолжительного периода покоя из цист формируются вторичные зооспоры. Процесс циста—зооспора может повторяться несколько раз. Последняя циста прорастает вегетативной гифой. Встречается апланоидный и диктиоидный тип зооспорообразования. Оогонии шаровидные, грушевидные, в виде расширенного сегмента гифы, терминальные, интеркалярные, латеральные на ножке, одиночные, в цепочке, иногда как бы частично слившиеся вместе. Оболочка гладкая, с порами или без них, с выростами разной формы и размера. Оогониальная ножка разной длины, ровная, изогнутая, реже спирально закрученная. Антеридии моноклинные, диклинные, гипогинные, амфигинные, андрогинные, по 1 или несколько у оогония; антеридиальная клетка булавовидная, мешковидная, грушевидная, нитевидная, соприкасается с оогонием верхушечной частью или широко всей боковой поверхностью. Ооспоры многочисленные или одиночные, центрические, эксцентрические, субцентрические, шаровидные, эллипсоидальные. Виды гомоталлические.

Сапротрофы на растительных и животных остатках в водоемах с пресной водой, с соленостью до 5‰, в торфяниках, влажной почве. Паразиты рыб, земноводных, их икры, а также нематод.

Тип рода: *S. ferax* (Gruith.) Thuret.

В род *Saprolegnia* включали от 20 до 30 видов, в зависимости от взглядов на самостоятельность некоторых из них. Существовало мнение (Coker, 1923; Sejr, 1959) о возможности выделения в роде *Saprolegnia* двух подродов по количеству ооспор в оогонии: *Eusaprolegnia* Coker (ооспор больше 2) и *Pseudosaprolegnia* Coker (1—2 ооспоры), но в дальнейшем это предложение поддержано не было.

На изучаемой территории известно 19 видов.

Ниже приводятся виды р. *Saprolegnia* sensu lato.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. Оболочка оогония шиповатая 2.
- Оболочка оогония гладкая или с несколькими выступами, выростами 4.
2. Ооспоры центрические 9. *S. latvica*.
- Ооспоры субэксцентрические, субцентрические 3.
3. Антеридии отсутствуют 3. *S. blelhamensis*.
- Антеридии 1—2 у оогония, андрогинные, реже моно- или диклинные 2. *S. asterophora*.
4. Оболочка оогония без выростов, с порами или без 5.
- Оболочка оогония с 1 или несколькими выростами 13.
5. Оболочка оогония без пор 12. *S. parasitica*.
- Оболочка оогония с порами 6.
6. Оболочка оогония с многочисленными порами 6. *S. ferax*.
- Оболочка оогония с редкими порами 7.
7. Поры только в местах соприкосновения с антеридиями 8.
- Поры редкие, рассеянные по оогонию 10.
8. Ооспоры эксцентрические 1. *S. anisospora*.
- Ооспоры центрические, субцентрические 9.
9. Антеридии диклинные, редко моноклинные; ооспоры многочисленные, 4—18(40) 4. *S. diclina*.
- Антеридии моноклинные, редко диклинные; ооспор в оогонии 5—7(10) 18. *S. uliginosa*.
10. Антеридии имеются у всех оогониев 7. *S. furcata*.
- Антеридии часто отсутствуют 11.
11. Встречающиеся антеридии гипогинные 8. *S. hypogyna*.
- Антеридии другого типа 12.
12. Встречающиеся антеридии диклинные, редко андрогинные 16. *S. torulosa*.
- Встречающиеся антеридии моноклинные, редко диклинные 11. *S. megasperma*.
- 13(4). Ооспоры эксцентрические; антеридии отсутствуют 5. *S. eccentrica*.
- Ооспоры центрические, субцентрические; антеридии имеются 14.
14. Зооспорангии с шероховатой мелкоточечной поверхностью 13. *S. richteri*.
- Зооспорангии гладкие 15.
15. Ооспоры многочисленные, 5—15(35) 17. *S. turfosa*.
- Ооспор в оогонии 1—6 16.
16. Внутренний слой оболочки оогония гладкий 17.
- Внутренний слой оболочки оогония неровный, волнистый 14. *S. subterranea*.
17. Антеридии отсутствуют 19. *S. unispora*.
- Антеридии имеются 18.
18. Зооспорангии малочисленные, расположены симподиально 10. *S. litoralis*.

— Зооспорангии многочисленные, расположены цимозно
. 15. *S. terrestris*.

1. *Saprolegnia anisospora* d By., Bot. Ztg. 46 : 619, 1888; *Isoachlya anisospora* (d By.) Coker et Matthews, 1937.

Икон.: De Bary, l.c. 1888, tab. 9, fig. 4 (iconotyp.); Seymour, The genus *Saprolegnia*, 1970, fig. 102—110.

Гифы нежные, слаборазветвленные, (10)20—30(40) мкм диам. Геммы обычно многочисленные, грушевидные, иногда неправильной формы, терминальные, реже интеркалярные, часто в цепочках, реже одиночные, функционируют как зооспорангии. Зооспорангии многочисленные, цилиндрические, булавовидные, часто изогнутые, 60—195 × 15—35 мкм, способны к внутренней пролиферации, расположены цимозно, иногда в базепетальной последовательности. Зооспорообразование по сапролегниоидному типу, редко по диктиоидному. Зооспоры неоднородные: крупные — 25—33 × 10—12 мкм, мелкие — 11—14 × 8—11 мкм и промежуточные — 10—24 × 10—13 мкм, образуются обычно в разных зооспорангиях, редко перемешаны. Оогонии многочисленные, терминальные, интеркалярные, латеральные на ножке, шаровидные, грушевидные, если интеркалярные, то удлиненно-овальные, бутылеобразные, (35)45—60(90) мкм диам. Оболочка гладкая, поры только в местах соприкосновения с антеридием, часто незаметные. Оогониальная ножка обычно короче, чем диаметр оогония, прямая, иногда слегка согнутая. Антеридии диклинные, реже моноклинные или андрогинные, по 1—5 у оогония; антеридиальная ветвь тонкая, почти незаметная, иногда воздушно закручена вокруг ножки оогония; антеридиальная клетка булавовидная, трубковидная, простая или дольчатая, соприкасается с оогонием боковой частью, как бы охватывая его. Ооспоры шаровидные, эксцентрические, (1)4—6(20) в оогонии, (15)20—25(35) мкм диам. Прорастание не известно (табл. XXI, 1).

Сапротрофы в почве, торфяниках, водоемах с пресной водой, на мертвых рыбах,

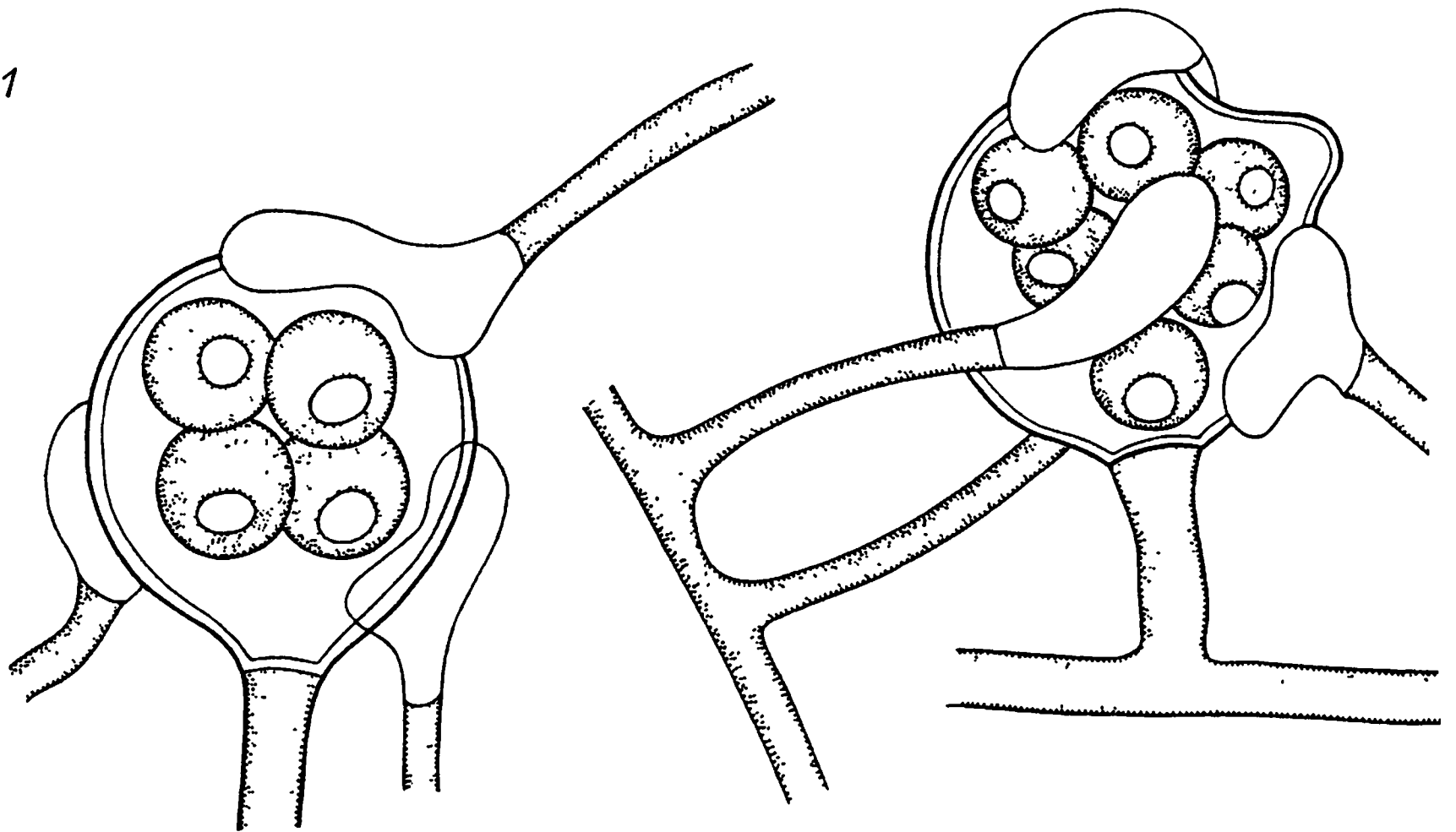
Дальн. Восток (Примор.). — Украина, Ср.Азия (Узбекистан). — Европа (Великобритания, Германия, Дания, Нидерланды, Словакия, Франция, Чехия). — Азия (Ирак, Индия, Япония), Сев. Америка (США), Юж. Африка, Австралия.

Во „Флоре грибов Узбекистана” (Киргизбаева и др., 1985) указывается, что *Isoachlya anisospora* обнаружен на водорослях родов *Cladophora* и *Spirogyra*.

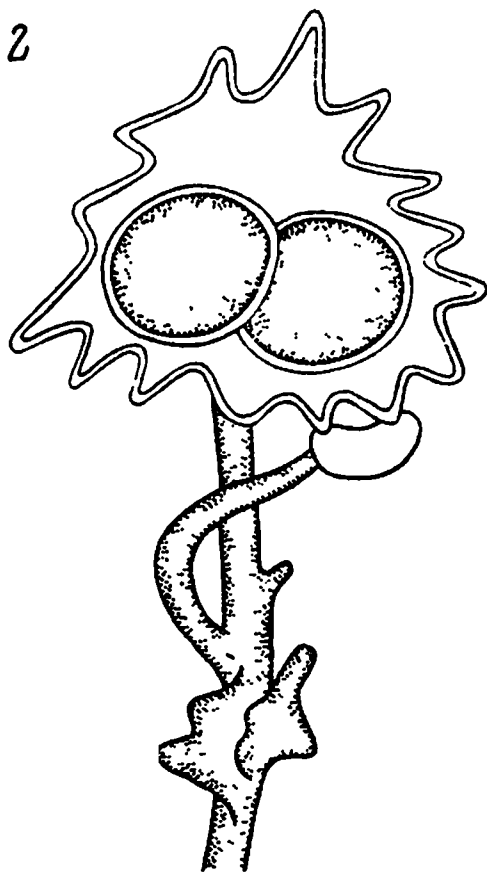
В Индии (Saksena, Bhargava, 1944) была описана разновидность *Isoachlya anisospora* (d By.) Coker et Matthews var. *indica* Saksena et Bhargava. Позже была признана ее идентичность с *Saprolegnia diclina* (Seymour, 1970).

Изучалось разнообразие зооспор и их цист (крупных, мелких, промежуточных) у *S. anisospora* (Hallett, Dick, 1976).

1



2



3

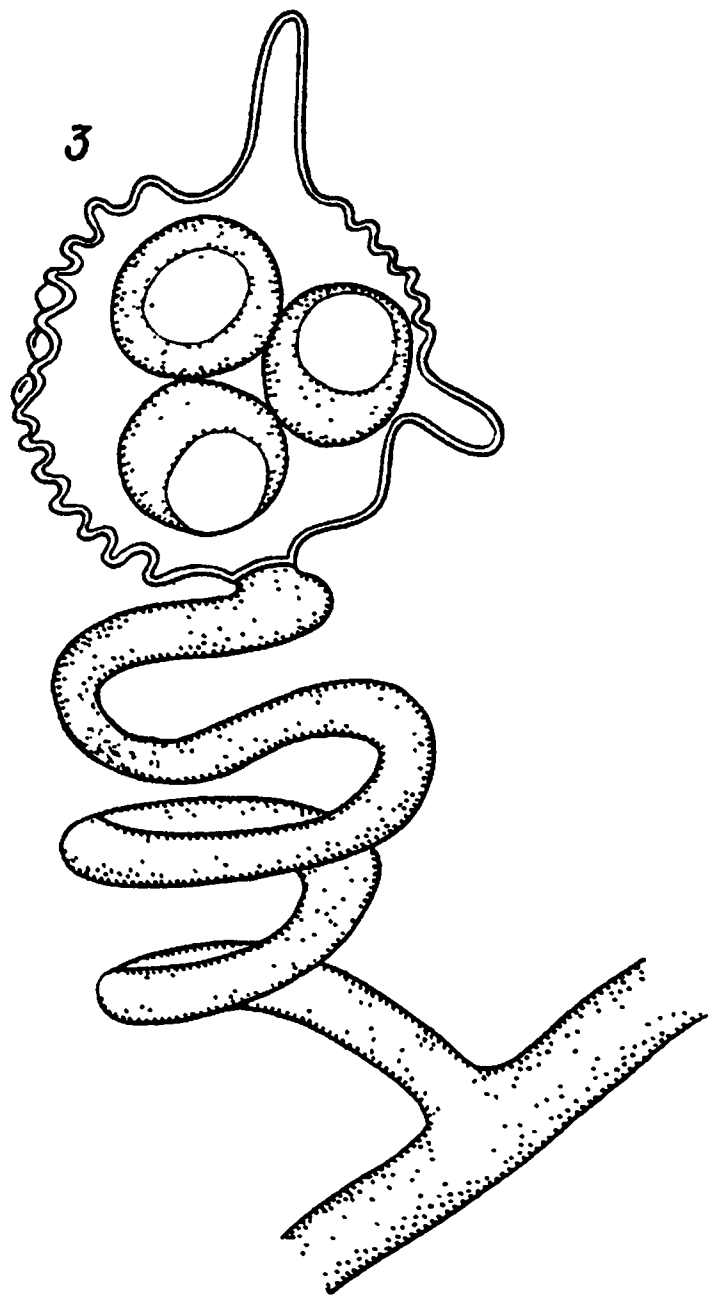


Таблица XXI

1 — *Saprolegnia anisospora* d By.; 2 — *S.asterophora* d By.;
3 — *S.blelhamensis* (Dick) Milko.

2. *Saprolegnia asterophora* d By., Jahrb. wiss. Bot. 2 : 189, 1860; *Cladolegnia asterophora* (d By.) Johannes, 1955; *Scoliolegnia asterophora* (d By.) Dick, 1969.

Икон.: De Bary, l.c. 1860, tab. 20, fig. 25—27 (iconotyp.); Seymour, The genus *Saprolegnia*, 1970, fig. 12—23.

Гифы нежные, слаборазветвленные, (10)15—20(40) мкм диам. Геммы малочисленные, булабовидные или неправильной формы, терминальные, одиночные. Зооспорангии малочисленные, булабовидные, нитевидные, (120)350—500(800) × (15)25—35(45) мкм, способны к внутренней пролиферации, могут располагаться симподиально, иногда в базипетальной последовательности. Зооспорообразование по сапролегниоидному типу. Цисты 12—14 мкм диам. Оогонии немногочисленные, латеральные на короткой прямой ножке, реже терминальные или интеркалярные, шаровидные или овальные, (35)45—55(80) мкм диам. Оболочка без пор, густо покрыта короткими, 2—10 мкм дл., тупоконечными или бородавчатыми выростами. Антеридии андрогинные, реже моно- и диклинные, по 1—2(5) у оогония, нередко отсутствуют; антеридиальная ветвь часто неровная, коротковетвистая, как бы с отростками; антеридиальная клетка сосисковидная, короткобулабовидная, соприкасается с оогонием чаще верхушечной частью. Ооспоры шаровидные, субцентрические, субэксцентрические, 1—2(6) в оогонии, (20)25—35(40) мкм диам. Прорастание не известно (табл. XXI, 2).

Сапротрофы в водоемах с пресной водой, на мертвых насекомых и рыбах, в почве, торфяниках, часто при низкой температуре (7—12 °C); отмечаются как факультативные паразиты на водоросли *Spirogyra* sp. (Beck, Erb, 1984).

Европ.ч. (Лен.), Дальн. Восток (Примор., о-ва Сахалин, Кунашир). — Латвия, Украина, Кавказ (Армения, Грузия), Ср. Азия (Узбекистан). — Европа (Великобритания, Германия, Дания, Нидерланды, Словакия, Финляндия, Чехия), Азия (Япония), Сев. Америка (США).

При изучении ооспор *S. asterophora* (Dick, 1960) было обнаружено сходство их строения у таких грибов, как *Pythiopsis cymosa*, *Calyptralegnia achlyoides*, *C. ripariensis*, *Saprolegnia eccentrica*, и автор предложил такой тип ооспор обозначать как особый — субэксцентрический.

3. *Saprolegnia blelhamensis* (Dick) Milko, Микол. и фитопатол. 13 : 290, 1979. — *Scoliolegnia blelhamensis* Dick, 1969; *Saprolegnia asterophora* d By. sensu Dick (p.p.), 1966.

Икон.: Милько, Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1982, № 46/49, рис. 2, а,б.

Гифы до 60 мкм диам. Геммы немногочисленные, шаровидные, грушевидные, неправильной формы, одиночные, терминальные, латеральные, часто с несколькими бородавчатыми, тупоконическими или пальцевидными выростами, могут функционировать как оогонии. Зооспорангии малочисленные, до 200(300) × 60 мкм, расположены симподиально, способны к внутренней пролиферации. Зооспорообразование по сапролегниоидному типу, иногда по апланоидному. Цисты 14 мкм диам. Оогонии развиваются с различной интенсивностью, термини-

нальные или латеральные на ножке, шаровидные, неровно шаровидные, (25)30—55(80) мкм диам. Оболочка без пор, с несколькими или многочисленными, густо расположенными, бородавчатыми, коническими или пальцевидными выростами. Оогониальная ножка часто извилистая или спирально закручена. Антеридии не известны. Ооспоры шаровидные, субцентрические, субэксцентрические, 1—3(8) в оогонии, 20—40 мкм диам. (табл. XXI, 3).

Сапротрофы в водоемах с пресной водой, в сырой почве; паразиты рыб. Европ. ч. (р. Волга). — Европа (Великобритания).

4. *Saprolegnia diclina* Humphrey, Trans. Amer. Phil. Soc. (N.S.), 17 : 109. 1893; *S. dioica* d By., 1883 (non *S. dioica* Pringsh., 1858, *S. dioica* Schroet., 1870); *S. crustosa* Maurizio var. I Maurizio, 1899 = *S. crustosa* Maurizio var. *crustosa* Cejp, 1959; *S. crustosa* Maurizio var. II Maurizio, 1899 = *S. crustosa* Maurizio var. *similis* Cejp, 1959; *S. crustosa* Maurizio var. III Maurizio, 1899 = *S. crustosa* Maurizio var. *punctulata* Cejp, 1959; *S. stagnalis* Tiesenhausem, 1912; *S. kauffmaniana* Pieters, 1915; *S. delica* Coker, 1923; *S. pseudocrustosa* Lund, 1934; *Isoachlya anisospora* (d By.) Coker et Matthews var. *indica* Saksena et Bhargava, 1944; *Cladolegnia stagnalis* (Tiesenhausem) Johannes, 1955; *S. diclina* Humphrey var. *numerosa* Cejp, 1959; *S. diclina* Humphrey var. *minima* Cejp, 1959.

Икон.: De Bary, Bot. Ztg. 1888, 46, tab. 10, 12, 13; Seymour, The genus *Saprolegnia*, 1970, fig. 71—77.

Гифы умеренно разветвленные, 15—60 мкм диам. Геммы малочисленные, грушевидные, варьируют в размерах, терминальные или интеркалярные, одиночные или в короткой цепочке. Могут функционировать как зооспорангии. Зооспорангии многочисленные, нитевидные, булабовидные, прямые, (80)100—250(500) × 20—60 мкм, способны к внутренней пролиферации, расположены симподиально, иногда цимозно и в базипетальной последовательности. Зооспорообразование по сапролегниоидному типу. Цисты 10—14 мкм диам. Оогонии многочисленные (развиваются в старых культурах), латеральные на ножке, реже терминальные и интеркалярные (тогда могут быть в цепочке), шаровидные, булабовидные, грушевидные, (30)50—60(110) мкм диам. Оболочка гладкая, поры только в местах соприкосновения с антеридием. Оогониальная ножка часто согнута. Антеридии диклинные, редко моноклинные или андрогинные, (1)3(8) у оогония; антеридиальная ветвь ровная, реже разветвленная или обвивающая оогоний; антеридиальная клетка трубковидная, булабовидная, иногда разветвленная, соприкасается с оогонием боковой, реже верхушечной частью. Ооспоры шаровидные, центрические, (1)4—18(40) в оогонии, (10)20—25(35) мкм диам. Прорастание не известно (табл. XXII, 1).

Сапротрофы на остатках животного, реже растительного происхождения в водоемах с пресной или солоноватой водой, во влажной почве; паразиты рыб, земноводных и их икры, водных беспозвоночных, насекомых.

Широко распространен на Европейском, Азиатском континентах, в Северной Америке, известны находки из Южной Америки и Африки.

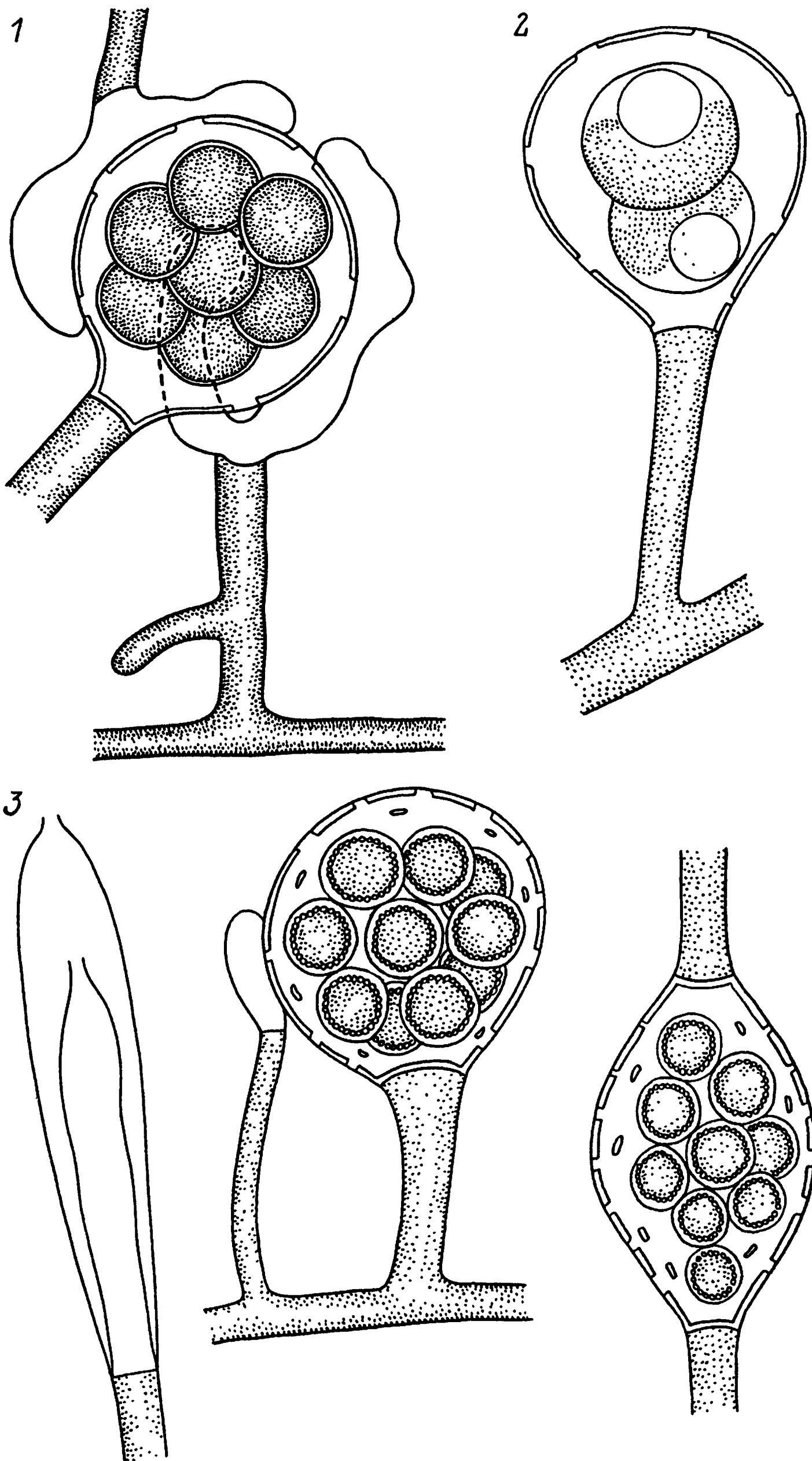


Таблица XXII

1 — *Saprolegnia diclina* Humphrey; 2 — *S. eccentrica* (Coker) Seymour;
3 — *S. ferax* (Gruith.) Thuret.

В бывшем СССР многократно был зарегистрирован в европейской и азиатской частях. На Украине (Логвиненко, Мещерякова, 1971; Мещерякова, Логвиненко, 1971) и в Казахстане (Валиханов, 1986) указан вид *S. crustosa*, а в Карелии (Артемчук, 1981) — *S. delica*, которые являются синонимами *S. diclina* (Seymour, 1970; Милько, 1979, 1982).

Цейп (Cejp, 1959) по количеству ооспор в оогонии выделил у вида *S. diclina* разновидности: var. *minima* 1—10 ооспор, var. *diclina* 8—10 и var. *numerosa* 20—40.

У *S. diclina* подробно изучался оогенез (Fletcher, 1979 b, 1981, 1983), влияние света и температуры на образование оогониев (Szaniszlo, 1965), зооспорогенез (Nagai, Takahashi, 1962; Pickering et al., 1979; Money, Webster, 1989), паразитизм (Smith et al., 1985).

5. *Saprolegnia eccentrica* (Coker) Seymour, The genus *Saprolegnia* : 53, 1970. — *Isoachlya eccentrica* Coker, 1923; *Cladolegnia eccentrica* (Coker) Johannes, 1955.

Икон.: Coker, Saprolegniaceae, 1923 : 87, pl. 24 (iconotyp.); Seymour, The genus *Saprolegnia*, 1970, fig. 111—121.

Гифы нежные, слаборазветвленные, 15—50 мкм диам. Геммы многочисленные, булабовидные, грушевидные, неправильной формы, способны функционировать как спорангии. Зооспорангии многочисленные, нитевидные, булабовидные, иногда до грушевидных, (130)350 (400) × (25)35(50) мкм, расположены симподиально, иногда в базипетальной последовательности, наблюдается внутренняя пролиферация. Зооспорообразование по сапролегниоидному типу, редко по диктиоидному или апланоидному. Цисты 10—14 мкм диам. Оогонии многочисленные, чаще латеральные на ножке, шаровидные, грушевидные, (15)30—35(45) мкм диам., одиночные или в короткой цепочке. Оболочка гладкая, с порами или без них, можно встретить оогонии с 1—2 выростами. Оогониальная ножка прямая или дуговидно изогнутая. Антеридии не известны. Ооспоры шаровидные, эксцентрические, 1—2(7) в оогонии, (15)20—30(35) мкм диам. Прорастание не известно (табл. XXII, 2).

Сапротрофы в водоемах с пресной водой, в сырой почве.

Европ. ч. (Лен., Псков.). — Украина. — Европа (Великобритания, Германия; Польша, Словакия, Чехия), Азия (Япония), Сев. Америка (США).

6. *Saprolegnia ferax* (Gruith.) Thuret, Ann. Sci. Nat. Bot. Paris, ser. 3, 14 : 214, 1850. — *Conferva ferax* Gruith., 1821; *Achlya prolifera* Pringsh., 1858 (non *A. prolifera* Nees, 1823); *Saprolegnia monoica* Pringsh., 1858; *S. dioica* Pringsh., 1860 (non *S. dioica* d By., 1883); *Achlya intermedia* Bail, (1860) 1861; *Diplanes saprolegnioides* Leitgeb, 1869; *Saprolegnia dioica* Pringsh. var. *racemosa* De-La-Rue, 1869; *S. dioica* Schroet., 1870; *Achlya ferax* (Gruith.) Duncan, 1876; *Saprolegnia thureti* d By., 1881; *S. mixta* d By., 1883; *S. monoica* Pringsh. var. *montana* d By., 1888; *S. esocina* Maurizio, 1896; *S. heterandra* Maurizio, 1896; *S. bodanica* Maurizio, 1896; *S. paradoxa* Maurizio, 1899 (non *S. paradoxa* Petersen, 1909); *S. floccosa* Maurizio, 1899; *S. semidioica* Petersen, 1909; *S. monoica* Pringsh. var. *vexans* Pieters, 1915; *S. mixta* d By. var.

asplundii Gaeumann, 1918; *S. lapponica* Gaeumann, 1918; *S. tokugawana* Emoto, 1923; *S. invaderis* Davis et Lazar, 1940; *S. bernardensis* Harvey, 1942; *S. monoica* Pringsh. var. *floccosa* (Maurizio) Cejp, 1959; *S. ferax* (Gruith.) Thuret var. *lapponica* (Gaeumann) Cejp, 1959; *S. ferax* (Gruith.) Thuret var. *esocina* (Maurizio) Cejp, 1959; *S. monoica* Pringsh. var. *acidamica* Suzuki, 1961.

Икон.: Thuret, l.c. 1850, tab. 22 (iconotyp.); De Bary, Abh. senck. naturf. Ges. 1881, 12, tab. 5, fig. 1—10; Seymour, The genus Saprolegnia, 1970, fig. 49—55.

Гифы упругие, слаборазветвленные, 20—70 мкм диам. Геммы многочисленные, разнообразные по форме, чаще грушевидные, терминальные, интеркалярные, одиночные или в цепочке, способны функционировать как зооспорангии или оогонии. Зооспорангии многочисленные, булабовидные, нитевидные, реже округлые, прямые или слегка согнутые, (50)500(650) × 20—70 мкм, способны к внутренней пролиферации, расположены цимозно или в базипетальной последовательности, редко симподиально. Зооспорообразование по сапролегниоидному типу, редко по апланоидному, диктиоидному, ахлиоидному и лептолегниоидному. Цисты 9—14 мкм диам. Оогонии многочисленные, шаровидные, грушевидные, яйцевидные, булабовидные, (30)50—100(150) мкм диам., терминальные, латеральные на ножке, интеркалярные. Оболочка, как правило, с многочисленными, хорошо заметными порами. Оогониальная ножка прямая или согнутая, неразветвленная. Антеридии часто отсутствуют, но бывают моноклинные, андрогинные, очень редко диклинные, по 1—3 у оогония; антеридиальная ветвь разной длины может быть разветвленной; антеридиальная клетка булабовидная, трубчатая, иногда разветвленная, соприкасается с оогонием боковой частью, реже верхушечной. Ооспоры центрические, реже субцентрические, (1)10—20(40) в оогонии, (15)20—30(45) мкм диам. Прорастает ооспора ростковой трубкой, несущей на конце мелкий булабовидный зооспорангий, или просто вегетативной гифой (табл. XXII, 3).

Сапротрофы на растительных и животных остатках в водоемах с пресной и солоноватой водой, в сырой почве; паразиты рыб, земноводных и их икры, водных насекомых, беспозвоночных.

Распространен почти повсеместно.

Широкое распространение вида объясняется, вероятно, его приспособленностью к различным экологическим условиям: он обнаружен в загрязненных водоемах Ташкентской обл. (Киргизбаева, 1971), в болотах Украины (Мещерякова, Логвиненко, 1971), в чистом горном озере Мара-Гель в Азербайджане (сборы К.А. Пыстиной, 1982), в соленой воде Белого моря (Артемчук, 1981) и многих других водоемах, а также на рыбах в дельте р. Волги (Ларцева, 1986).

А.А. Ячевский (Jaczewski, 1898) в Смоленске, Л.А. Шкорбатов (1927) под Харьковом и Н.А. Наумов (1954) в Ленинградской обл. указывают на находки *S. thureti* d By., а в качестве синонима указывают *S. ferax*.

На территории бывшего СССР неоднократно отмечен вид *S. monoica* Pringsh. В Смоленской обл. — А.А. Ячевским (1895), в Тверской — Миллером (1906), в р. Дунай — О.О. Милько (1965), в Крыму — И.А. Дудкой, Л.И. Логвиненко (1968), в Ленинградской обл. — А.А. Флоринской

(1969), в оз. Айгер в Армении — Л.Л. Осипян и др. (1974), в Сырдарьинской обл. — Х.М. Киргизбаевой и др. (1985), в Белом море — Н.Я. Артемчук (1981), под Харьковом — Л.А. Шкорбатовым (1923), а также Р.И. Мещеряковой и Л.И. Логвиненко (1971), в дельте р. Волги — Л.В. Ларцевой (1986).

Зарегистрирован у нас и вид *S. mixta* d By.: в реке Волге — А.А. Милько, Л.А. Беляковой (1968), А.А. Домашовой (1971), Л.В. Ларцевой (1986), в Ленинградской обл. — А.А. Флоринской (1969), в Армении — Л.Л. Осипян и др. (1974), в Харьковской обл. — Л.А. Шкорбатовым (1927), в р. Дунай — О.О. Милько (1965), в Узбекистане — Х.М. Киргизбаевой и др. (1985).

Виды *S. ferax*, *S. monoica*, *S. mixta* очень близки морфологически, отличаются лишь количеством оогониев, у которых имеются антеридии. Так, у *S. ferax* таких оогониев 10 %, у *S. mixta* 50 %, а у *S. monoica* доходит до 100 %. Но при культивировании на средах с различными добавками, например с раствором гемоглобина (Pieters, 1915; Coker, 1923), у *S. monoica* появлялось более 20 % оогониев без антеридиев, а у *S. ferax*, наоборот, увеличивалось число оогониев с антеридиями. Отмечалось, что количество антеридиев у *S. mixta* меняется в зависимости от приманки, на которой культивируется гриб. Поэтому, принимая во внимание нестабильность главного разграничительного признака, мы признаем точку зрения (Seymour, 1970; Милько, 1979, 1982), что *S. monoica* и *S. mixta* являются синонимами *S. ferax*. Но некоторые исследователи придерживаются другой точки зрения и продолжают выделять *S. monoica* и *S. mixta* в самостоятельные виды.

Широко распространенный и легко культивируемый *S. ferax* служит объектом различных исследований. Изучались цитология оогониев (Höhnk, 1935 b), особенности их формирования (Krause, 1960), морфологическая вариабельность (Флоринская, 1968), физиология гриба (Nolan, 1976), ультраструктура ооспор (Beakes, 1980), деление ядер (Heath, 1980), явление отрицательного автотропизма (Hood, Robinson, 1989) и др.

7. *Saprolegnia furcata* Maurizio, Mittheil. Deutsch. Fischerei-Ver. 7 : 4, 1899; *S. retorta* Horn, 1904.

Икон.: Maurizio, l.c. 1899, fig. 13—15 (iconotyp.); Seymour, The genus *Saprolegnia*, 1970, fig. 32—39.

Гифы упругие, разветвленные, 10—45 мкм диам. Геммы малочисленные, грушевидные, булавовидные, шаровидные, терминальные, одиночные, способны функционировать как зооспорангии или оогонии. Зооспорангии не всегда многочисленные, цилиндрические, булавовидные, нитевидные, прямые или слегка согнутые, (50)350—420 × (15)30—40 мкм, расположены симподиально или цимозно, способны к внутренней пролиферации. Зооспорообразование по сапролегниоидному типу. Цисты 10—14 мкм диам. Оогонии многочисленные, шаровидные, грушевидные, (25)40—50(80) мкм диам., латеральные на ножке, редко терминальные или интеркалярные. Оболочка гладкая, без выростов, иногда встречаются поры. Оогониальная ножка разной длины,

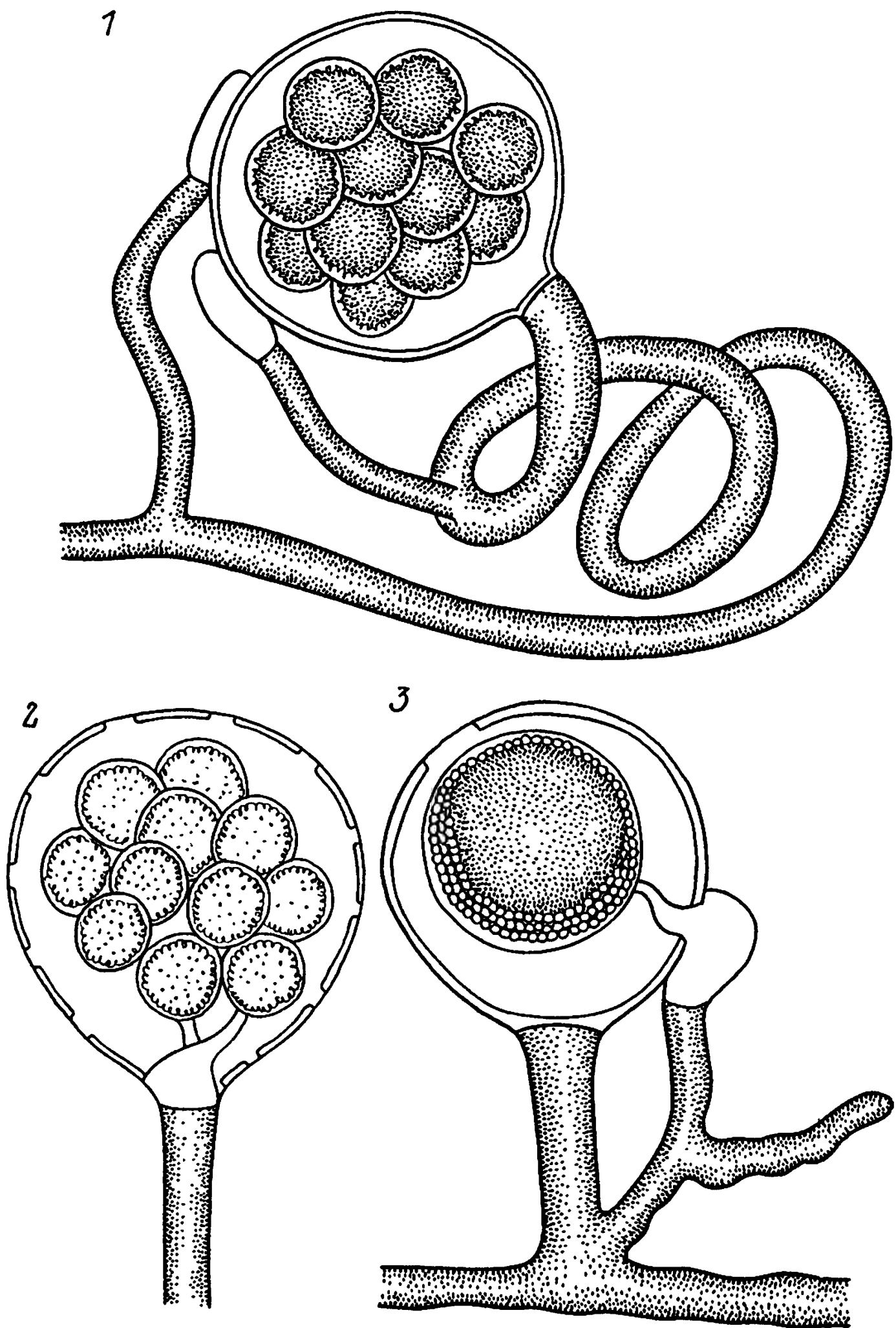


Таблица XXIII

1 — *Saprolegnia furcata* Maurizio; 2 — *S. hypogyna* (Pringsh.)d By.;
3 — *S. megasperma* Coker.

чаще спирально закручена, реже просто извилистая. Антеридии андрогинные, редко моноклинные или диклинные, 1—3 у оогония; антеридиальная ветвь часто искривленная, разветвленная; антеридиальная клетка булабовидная, трубковидная, простая, редко разветвленная, соприкасается с оогонием боковой частью, реже верхушечной. Ооспоры шаровидные, центрические, реже субцентрические, (1)3—10(25) в оогонии, 20—25(40) мкм диам. Прорастание не известно (табл. XXIII, 1).

Сапротрофы в водоемах с пресной водой, в болоте, сырой почве.

Европ. ч. (Лен.), Дальн. Восток (Примор.). — Латвия, Украина. — Европа (Великобритания, Германия, Словакия, Чехия), Сев. Америка (США).

Описанная разновидность *S. monoica* Pringsh. var. *tortipes* Schkorbatov (1923) ближе к *S. furcata*, чем к *S. monoica*. Достоверность этого таксона подвергается сомнению (Seymour, 1970).

8. *Saprolegnia hypogyna* (Pringsh.) d By., Bot. Ztg. 41 : 56, 1883. — *Saprolegnia ferax* (Gruith.) Thuret var. *hypogyna* Pringsh., 1873; *S. hypogyna* (Pringsh.) d By. var. I—V Maurizio, 1894; *S. intermedia* Maurizio, 1896; *S. hypogyna* (Pringsh.) d By. var. *coregoni* Maurizio, 1899.

Икон.: Pringsheim, Jahrb. wiss. Bot. 1873, 9, tab. 18, fig. 5, 9, 10, (iconotyp.); Maurizio, Jahrb. wiss. Bot. 1896, 29, fig. 37—51; Seymour, The genus *Saprolegnia*, 1970, fig. 24—31.

Гифы слабоветвящиеся, 15—55 мкм диам. Геммы чаще малочисленные, грушевидные, булавовидные, шаровидные, чаще терминальные и одиночные, способны функционировать как зооспорангии. Зооспорангии многочисленные, нитевидные, булавовидные, иногда слегка согнутые, (100)350(500) × (20)40(60) мкм, расположены симподиально, способны к внутренней пролиферации. Зооспорообразование по сапролегниоидному типу. Цисты 10—14 мкм диам. Оогонии многочисленные, шаровидные, грушевидные, эллипсоидальные, иногда неправильной формы, (30)60—80(150) мкм диам., терминальные, реже интеркалярные. Оболочка гладкая, с редкими крупными порами. Оогониальная ножка прямая или слегка изогнутая. Антеридии гипогинные или отсутствуют. Антеридиальная клетка возникает из базальной части оогония, она может быть разветвленной, образует оплодотворяющую трубку. Ооспоры шаровидные, центрические, субцентрические, (2)7—10(20) в оогонии, (15)25(45) мкм диам. Прорастание не известно (табл. XXIII, 2).

Сапротрофы на растительных остатках в водоемах с пресной водой, торфяниках, реже в почве; паразиты икры рыб. Отмечен как паразит на мукоровом грибе *Mortierella alpina*.

Европ.ч. (р. Волга, Лен., Смол.), Дальн. Восток (Примор., о-ва Кунашир, Сахалин). — Латвия, Украина, Кавказ (Армения), Казахстан, Ср. Азия (Узбекистан). — Европа (Дания, Германия, Словакия, Франция, Чехия, Швейцария, Швеция), Сев. Америка (США).

По данным А.А. Милько (1982), оболочка оогониев гладкая, без пор. Отмечаются андрогинные и даже диклинные антеридии (Kauffman, 1908; Дудка, Логвиненко, 1968).

9. *Saprolegnia latvica* Apinis, Acta Horti Bot. Univ. Latv. 4 : 211, 1930.

Икон.: Apinis, l.c. 1930, pl. 1, fig. 1—12 (iconotyp.).

Гифы тонкие, неупругие. Геммы отсутствуют или очень немногочисленные, шаровидные, овальные. Зооспорангии цилиндрические, 65—210 × 32—48 мкм, способны к внутренней пролиферации. Зооспорообразование по сапролегниоидному типу. Цисты 12—20 мкм диам. Оогонии терминальные, латеральные, редко интеркалярные, округлые,

грушевидные, если интеркалярные, то цилиндрические, 30—110 мкм диам. Оболочка оогония с редкими выростами 7—10 мкм дл., с порой на конце. Оогониальная ножка короткая, прямая. Антеридии отсутствуют. Ооспоры центрические, округлые, (1)3—10(30) в оогонии, (20)24—26(28) мкм диам. (табл. XXIV, 1).

Сапротрофы в сфагновых болотах и кислых почвах.

Вид был описан из Латвии. Одни исследователи считают вид *S. latvica* сомнительным (Sparrow, 1960; Seymour, 1970), другие признают его самостоятельность и отмечают находки этого вида в Дании (Lund, 1934), Англии (Roberts, 1963), Польше (Stpiczynska, 1963). В последней работе приводятся сведения о распространении вида в Центральной Европе.

На основе этого вида Апинис (Apinis, 1935) описал новый род *Archilegnia* Apinis с типовым видом *A. latvica* (Apinis) Apinis, но диагноз этого рода и вида сливается с характеристикой рода *Saprolegnia*.

10. *Saprolegnia litoralis* Coker, Saprolegniaceae, 18 : 54, 1923.

Икон.: Coker, l.c. 1923, tab. 15, 16 (iconotyp); Seymour, The genus *Saprolegnia*, 1970, fig. 85—91.

Гифы ровные, умеренно разветвленные, 25—55 мкм диам. Геммы многочисленные, шаровидные, грушевидные, терминальные, реже интеркалярные, одиночные, иногда в цепочке. Зооспорангии чаще многочисленные, цилиндрические, нитевидные, (150)400(600) × (25)40—50(65) мкм, расположены симподиально, способные к внутренней пролиферации. Зооспорообразование по сапролегниоидному типу, редко по ахлиоидному, диктиоидному или апланоидному. Цисты 10—14 мкм диам. Оогонии многочисленные, шаровидные, грушевидные, (40)50—60(80) мкм диам., латеральные на ножке, реже терминальные, интеркалярные. Оболочка часто с заметными порами и с верхушечным сосочковидным выростом. Оогониальная ножка прямая, часто берет начало от вздутия на гифе. Антеридии андрогинные, моноклинные, редко диклинные, по 1—5 у оогония; антеридиальная ветвь неровная, часто разветвленная; антеридиальная клетка трубковидная, булавовидная, соприкасается с оогонием боковой частью. Ооспоры шаровидные, центрические, (1)2—6(15) в оогонии, (20)30—35(50) мкм диам. Прорастание не известно (табл. XXIV, 2).

Сапротрофы в водоемах с пресной водой, в тофяниках, влажной почве; отмечен как паразит икры севрюги (Ларцева, 1986).

Европ.ч. (р. Волга), Дальн. Восток (Примор.). — Латвия, Украина. — Европа (Великобритания, Германия, Дания, Словакия, Франция, Чехия), Азия (Индия), Сев.Америка (США).

Л.А. Шкорбатов (1923) описал гриб, найденный в окрестностях г. Харькова, а затем в Крыму (Шкорбатов, 1927), как *S. variabilis* Minden var. *charkoviensis* Schkorbatov, который по описанию сходен с *S. litoralis*.

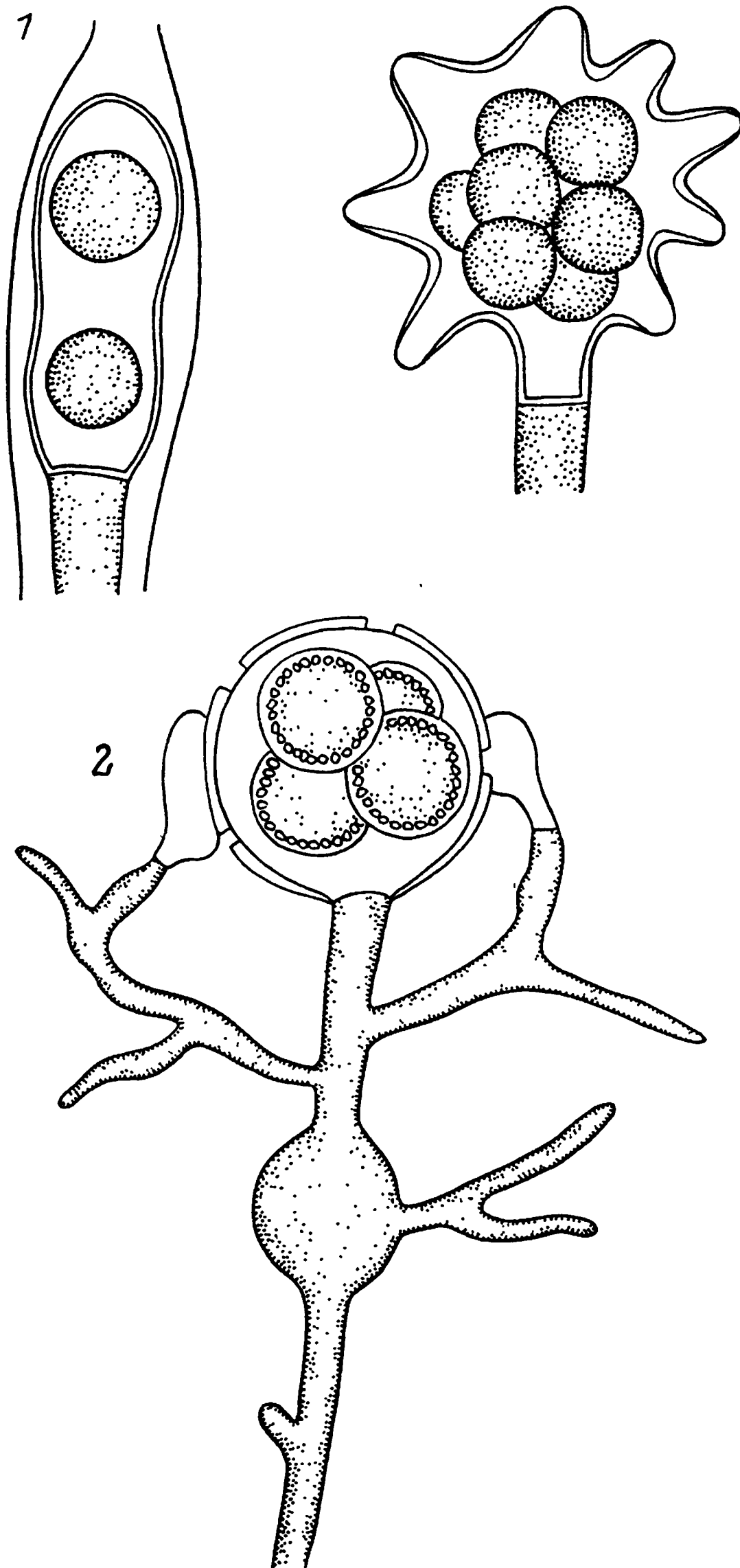


Таблица XXIV

1 — Saprolegnia latvica Apinis (по: Zaborowska, 1965); *2 — S. litoralis* Coker.

11. *Saprolegnia megasperma* Coker, Saprolegniaceae, 18 : 56, 1923.

Икон.: Coker, l.c. 1923, tab. 17 (iconotyp.); Seymour, The genus *Saprolegnia*, 1970, fig. 137—145.

Гифы упругие, умеренно разветвленные, до 40 мкм диам. Геммы многочисленные, шаровидные, овальные, неправильной формы, терминальные, реже интеркалярные, одиночные или в цепочке. Зооспорангии многочисленные, нитевидные, грушевидные, (40)200(450) × (10)30(70) мкм, расположены симподиально, цимозно и в базипетальной последовательности, способны к внутренней пролиферации. Зооспорообразование по сапролегниоидному типу, реже по диктиоидному или апланоидному. Цисты 10—14 мкм диам. Оогонии чаще многочисленные, латеральные на ножке, реже терминальные или интеркалярные, шаровидные, грушевидные, (35)60—80(105) мкм диам. Оболочка может быть гладкой, с порами и без них, с несколькими бородавчатыми выростами. Оогониальная ножка прямая или извилистая, иногда разветвленная. Антеридии моноклинные, редко диклинные или андрогинные, по 1—3 у оогония, могут отсутствовать; антеридиальная ветвь короткая, извилистая; антеридиальная клетка булавовидная, соприкасается с оогонием верхушечной частью, редко боковой. Ооспоры шаровидные, субцентрические, реже центрические, 1—2(12) в оогонии, (15)30—40(55) мкм диам. Прорастание не известно (табл. XXIII, 3).

Сапротрофы в водоемах с пресной водой, часто среди водорослей, в сфагновых болотах, в сырой почве; изолированы из нематод.

Европ. ч. (Лен.), Дальн. Восток (Примор., о. Кунашир). — Украина, Кавказ (Азербайджан, Армения, Грузия). — Европа (Великобритания), Азия (Япония), Сев.Америка (США), Австралия.

У *S. megasperma* изучались физиологические особенности (Nolan, 1975b) и явление самопаразитизма (Nolan, 1975a), открытое у водных оомицетов еще в прошлом веке (Klebs, 1899).

12. *Saprolegnia parasitica* Coker, Saprolegniaceae, 18 : 57, 1923; *Isoachlya parasitica* (Coker) Nagai, 1931; *Saprolegnia parasitica* Coker var. *kochhari* Chaudhuri et Kochhar, 1935.

Икон.: Coker, l.c. 1923, tab. 18 (iconotyp.); Seymour, The genus *Saprolegnia*, 1970, fig. 65—70.

Гифы упругие, умеренно разветвленные, 20—100 мкм диам. Геммы многочисленные, булавовидные, грушевидные, неправильной формы — коротко раздвоенные, терминальные, интеркалярные, одиночные, иногда в цепочке. Зооспорангии многочисленные, цилиндрические, булавовидные, иногда слегка изогнутые, 100—1000 × 30—60 мкм, способны к внутренней пролиферации. Зооспорообразование по сапролегниоидному типу, реже по ахлиоидному или апланоидному. Цисты 9—14 мкм. Оогонии редки, образуются обычно при старении культуры, терминальные, латеральные на ножке или интеркалярные, грушевидные или неправильной формы, (50)75(150) мкм диам. Оболочка гладкая, без пор и выростов. Оогониальная ножка разной длины, прямая. Антеридии диклинные, реже андрогинные, по (1)2—5(7) у оогония; антеридиальная ветвь часто закручивается вокруг оогония или его ножки, но

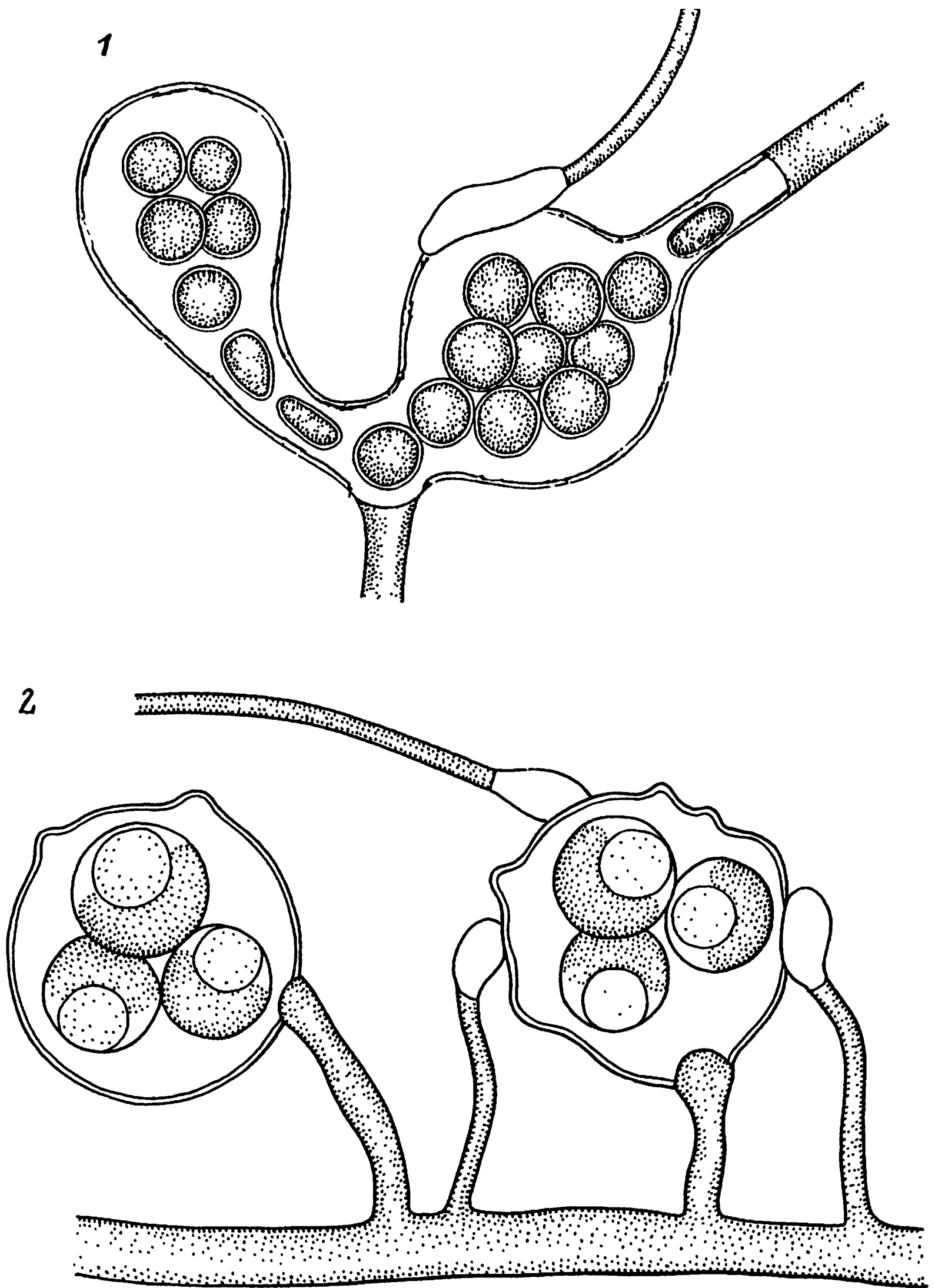


Таблица XXV

1 — *Saprolegnia parasitica* Coker; 2 — *S. richteri* Richter ex Seymour (по: Richter, 1937).

может быть и ровная, неразветвленная; антеридиальная клетка трубковидная, булабовидная, часто разветвленная, соприкасается с оогонием боковой частью. Ооспора шаровидная, субцентрическая, (2)14—20(40) в оогонии, 15—30 мкм диам. Прорастание не известно (табл. XXV, 1).

Сапротрофы в почве и водоемах с пресной водой; паразиты рыб, земноводных и их икры, водных насекомых, нематод; часто встречаются в аквариумах.

Распространен очень широко.

Изоляты этого вида были изучены при культивировании на жидких и агаризированных средах, при различных температурах и pH (Логвиненко, Зубко, 1985). Изучали морфологические особенности (Kanouse, 1932; Tiffney, 1939), биохимические (Powell et al., 1972), влияние фунгицидов (Alderman, Polglase, 1984).

13. *Saprolegnia richteri* Richter ex Seymour, The genus *Saprolegnia*: 53, 1970; *Isoachlya terrestris* Richter, 1937, non valide publ. sine descr. lat.; *Cladolegnia terrestris* (Richter) Johannes, 1955.

Икон.: Richter, Flora, 1937, 131, fig. 5—6 (iconotyp.).

Гифы 18—30(48) мкм диам., часто изогнутые в виде рыхлой спирали и с короткими шиловидными ответвлениями. Геммы немногочисленные, образуются редко. Зооспорангии до 500(600) × 20—40 мкм, с шероховатой или мелкоточечной оболочкой, возобновляются внутренней пролиферацией, часто также и в симподиальной последовательности. Зооспоры однородные, до 14 мкм диам., ведут себя по сапролегниоидному типу. Оогонии шаровидные, частично и обратногрушевидные или неправильной формы, 30—50 мкм., гладкие, реже с несколькими неправильными выступами до 12 мкм дл., без пор, боковые на ножке, иногда терминальные или интеркалярные. Ножка оогониев различной длины, чаще прямая. Антеридии короткобулавовидные, по 1—3 у оогония, имеются не у всех оогониев. Веточки антеридиев различной длины, моноклинные, реже диклинные. Ооспоры шаровидные, эллиптически-шаровидные, (1)2—3 в оогонии, 15—28(30) мкм диам., эксцентричные, нередко развиваются партеногенетически (диагноз по: Милько, 1982) (табл. XXV, 2).

Сапротрофы в водоемах с пресной водой, в почве.

Украина. — Европа (Германия).

Вид морфологически близок к *S. luxurians* (Bhargava et Srivastava) Seymour, отличается в основном отсутствием антеридиев у последнего, но так как и у первого антеридии присутствуют не у всех оогониев, самостоятельность этих видов требует дополнительных доказательств.

14. *Saprolegnia subterranea* (Dissm.) Seymour, The genus *Saprolegnia*: 59, 1970. — *Pythiopsis intermedia* Coker et Harvey, 1925; *Isoachlya subterranea* Dissm., 1931; *I. itoana* Nagai, 1931; *I. glomerata* Richter, 1937; *I. intermedia* (Coker et Harvey) Coker et Matthews, 1937; *Cladolegnia itoana* (Nagai) Johannes, 1955; *C. glomerata* (Richter) Johannes, 1955; *C. intermedia* (Coker et Harvey) Johannes, 1955.

Икон.: Harvey, J. Elisha Mitchell Sci. Soc. 1925, 41, pl. 17—18 (iconotyp.); Seymour, The genus *Saprolegnia*, 1970, fig. 146—153.

Гифы упругие, умеренно разветвленные, 10—20 мкм диам. Геммы от нескольких до многочисленных, нитевидные, шаровидные, грушевидные или неправильной формы, терминальные, интеркалярные, одиночные или в короткой цепочке. Зооспорангии многочисленные, вере-

теновидные, нитевидные, нередко согнутые или изогнутые, (300)400 (600) × 60—80 мкм, расположены симподиально, способны к пролиферации, причем вторичный зооспорангий возникает на гифе, проросшей через уже освободившийся от зооспор первичный зооспорангий, за его пределами. Зооспорообразование по сапролегниоидному типу, редко по диктиоидному. Цисты 10—14 мкм диам. Оогонии многочисленные, шаровидные, грушевидные, иногда эллиптические, (20)40—50(60) мкм диам., латеральные на ножке, реже терминальные, интеркалярные. Оболочка с порами или без них, с неровной внутренней поверхностью и несколькими бугорчатыми выростами на внешней. Оогониальная ножка прямая или изогнутая. Антеридии андрогинные, реже моно- и диклинные, по 1—3(5) у оогония, имеются не у всех оогониев; антеридиальная ветвь, как правило, короткая, иногда разветвленная; антеридиальная клетка короткобулавовидная, широко соприкасается с оогонием своей верхушечной частью. Ооспоры шаровидные, центрические, субцентрические, 1—2(4) в оогонии, 20(30)—40(45) мкм диам. Прорастание не известно.

Сапротрофы в водоемах с пресной и солоноватой водой, в почве.

Дальн. Восток (Примор., о. Кунашир). — Европа (Великобритания, Германия), Азия (Индия, Япония), Сев. Америка (США).

Морфологически вид близок к *S. unispora*, отличается наличием антеридиев у большинства оогониев. А.А. Милько (1982) указывает на то, что *S. subterranea* правильнее было бы считать разновидностью *S. unispora*.

15. *Saprolegnia terrestris* Cookson ex Seymour, The genus *Saprolegnia* : 37, 1970; *Saprolegnia terrestris* Cookson, 1937, nom. nudum.

Икон.: Cookson, Proc. Roy. Soc. Victoria (N. S.), 1937, 49, 2, tab. 11, fig. 1—13 (iconotyp.); Seymour, The genus *Saprolegnia*, 1970, fig. 56—64.

Гифы неупругие, 10—50 мкм диам., слаборазветвленные. Геммы малочисленные, нитевидные, грушевидные, неправильной формы. Зооспорангии многочисленные, нитевидные, булавовидные, иногда искривленные, (60)400(600) мкм, расположены цимозно, способны к внутренней пролиферации. Зооспорообразование по сапролегниоидному типу, редко по ахлиоидному, диктиоидному или апланоидному. Цисты 6—11 мкм диам. (по: Seymour, 1970) или до 14 мкм диам. (по: Милько, 1982). Оогонии многочисленные, шаровидные, грушевидные, (35)60—70(100) мкм диам., терминальные или латеральные на ножке, реже интеркалярные. Оболочка гладкая, с порами или без них, иногда с несколькими тупоконическими выступами. Оогониальная ножка короткая, прямая или изогнутая, редко спирально закрученная. Антеридии андрогинные, реже моно- или диклинные, по 1—3(5) у оогония; антеридиальная ветвь возникает часто из верхней части оогониальной ножки, иногда разветвленная; антеридиальная клетка булавовидная, трубковидная, широко соприкасается с оогонием боковой или верхушечной частью. Ооспоры шаровидные, эллипсоидальные, субцентрические, реже центрические, (1)3—6(12) в оогонии, (20)30—40(50) мкм диам. Прорастание не известно (табл. XXVI, 1).

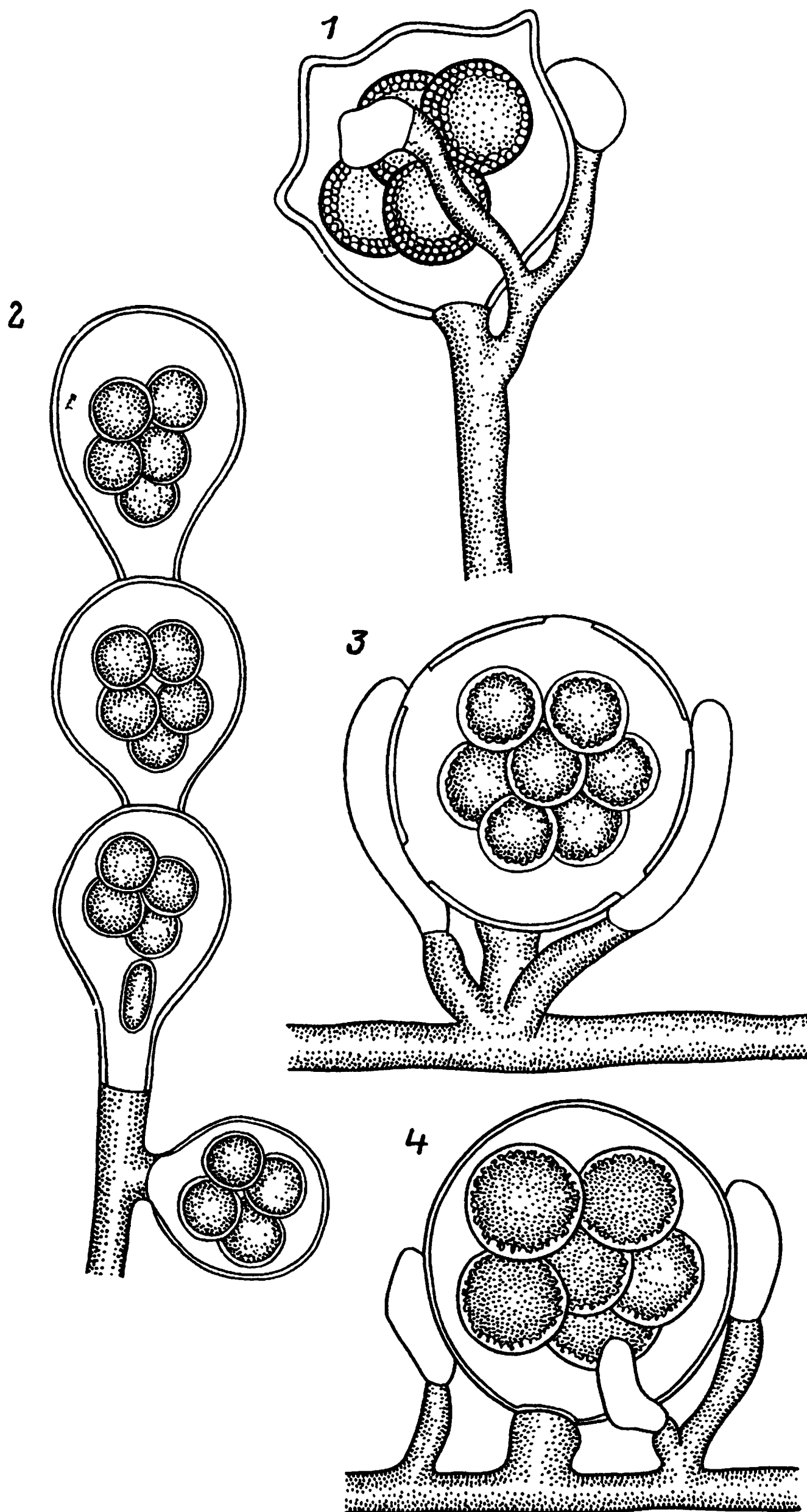


Таблица XXVI

1 — *S. terrestris* Cookson ex Seymour; 2 — *S. torulosa* d By.; 3 — *S. turfosa* (Minden) Gaeumann; 4 — *S. uliginosa* Johannes.

Сапротрофы в почве, в водоемах с пресной водой.

Европ. ч. (р. Волга), Зап. Сибирь (Алт.), Дальн. Восток (Примор. — оз. Ханка). — Украина. — Европа (Великобритания), Азия (Ирак, Япония), Австралия.

S. terrestris являлся объектом при изучении генетики оомицетов (Bryant, Howard, 1969; Howard, Moore, 1970), их морфологической изменчивости (Elliot, 1968), зооспорообразования (Holloway, Heath, 1974; Money, Webster, 1989), влияния концентрации хлористого кальция на рост и спороношение этого гриба (Fletcher, 1979a).

16. *Saprolegnia torulosa* d By., Abh. senck. naturf. Ges. 12 : 255, 1881; *S. monilifera* d By., 1883; *S. rhaetica* Maurizio, 1894; *S. variabilis* Minden, 1912; *Isoachlya toruloides* Kauffman et Coker, 1921; *I. monilifera* (d By.) Kauffman, 1921; *I. toruloides* Kauffman et Coker var. *paucispora* Moreau, 1948; *I. rhaetica* (Maurizio) Cejp, 1959; *I. torulosa* (d By.) Cejp, 1959.

Икон.: De Bary, Bot. Ztg. 1881, tab. 6, fig. 3—17 (iconotyp.); Kauffman, Amer. J. Bot. 1921, 8, tab. 13, 14; Coker, Saprolegniaceae, 1923, tab. 21.

Гифы слаборазветвленные, 20—40 мкм диам. Геммы чаще многочисленные, шаровидные, грушевидные, терминальные, интеркалярные, одиночные, реже в цепочках. Зооспорангии многочисленные, булабовидные, цилиндрические, 300(400) × 40(60) мкм, расположены симподиально, реже цимозно, способны к внутренней пролиферации. Зооспорообразование по сапролегниоидному типу, иногда по апланоидному или ахлиоидному. Цисты 12—14 мкм диам. Оогонии многочисленные, шаровидные, грушевидные, яйцевидные, (30)40—70(100) мкм диам., интеркалярные в цепочке, встречаются латеральные на ножке, иногда в цепочке среди гемм. Оболочка гладкая, с несколькими малозаметными порами или без них. Оогониальная ножка прямая. Антеридии диклинные, реже андрогинные, встречаются у 30—40 % оогониев; антеридиальные ветви тонкие, слабозаметные; антеридиальная клетка булабовидная, трубковидная, соприкасается с оогонием боковой частью. Ооспоры шаровидные, центрические, 1—12 в оогонии, (10)20—30(35) мкм диам. Прорастание не известно (табл. XXVI, 2).

Сапротрофы в почве, торфяниках, водоемах с пресной водой.

Европ. ч. (р. Волга, Смол.), Дальн. Восток (Примор., о. Кунашир). — Украина, Ср. Азия (Узбекистан). — Европейский, Азиатский и Американский континенты.

Таксономия этого вида нечеткая. Описаны 3 вида: *S. torulosa*, *S. monilifera*, *Isoachlya toruloides*, диагнозы которых очень близки. Главной отличительной чертой является отсутствие антеридиев у *S. monilifera*, присутствие их у 1—45 % оогониев у *Isoachlya toruloides* и у 30—60 % у *S. torulosa*. Но есть сообщения (Nagai, 1931; Lund, 1934), что у *S. monilifera* хоть и редко, но тоже встречаются антеридии. Этот признак в процентном отношении настолько трудноуловим, что вряд ли позволяет различить эти виды по тем характеристикам, которые доступны при обычном микроскопировании.

17. *Saprolegnia turfosa* (Minden) Gaeumann, Bot. Not., Lund.: 154, 1918 (1919). — *Saprolegnia paradoxa* Petersen, 1909 (non *S. paradoxa* Maurizio, 1899); *S. monoica* Pringsh. var. *turfosa* Minden, 1912; *Aplanes turfusus* (Minden) Coker, 1927; *A. ozeensis* Kobayasi, 1952.

Икон.: Seymour, The genus *Saprolegnia*, 1970, fig. 40—48.

Гифы упругие, умеренно разветвленные, 20—45 мкм диам. Геммы малочисленные, цилиндрические, грушевидные, неправильной формы, терминальные, редко интеркалярные, одиночные. Зооспорангии малочисленные, нитевидные, булавовидные, 200—600 × 20—40 мкм, способны к внутренней пролиферации. Зооспорообразование по сапролегниоидному типу. Цисты 9—14 мкм диам. Оогонии многочисленные, латеральные на ножке, иногда почти сидячие, редко терминальные или интеркалярные, шаровидные, овальные, (20)30—80(125) мкм диам. Оболочка толстая, до 7 мкм толщ., с многочисленными порами, иногда с мелкими бугорчатыми выростами. Оогониальная ножка короткая, прямая. Антеридии андрогинные, реже моноклинные, по (1)2(3) у оогония; антеридиальная ветвь короткая, почти равна оогониальной, неразветвленная; антеридиальная клетка длинная, трубковидная, неразветвленная, соприкасается с оогонием всей боковой поверхностью, как бы охватывая последний. Ооспоры шаровидные, центрические, 5—15(35) в оогонии, 20—30 мкм диам. Прорастание не известно (табл. XXVI, 3).

Сапротрофы в водоемах с пресной водой, в торфяниках, влажной почве. Предпочитают кислую среду.

Европ.ч. (Карелия, Лен., Твер. — оз. Селигер), Зап.Сибирь (Алт.), Дальн. Восток (Примор., о.Сахалин). — Латвия, Украина, Кавказ (Азербайджан, Грузия), Ср. Азия (Туркмения, Узбекистан). — Европа (Великобритания, Германия, Дания, Исландия, Словакия, Чехия), Азия (Индия, Япония), Сев. Америка (США).

Как *Aplanes turfusus* был отмечен в Харьковской обл. (Мещерякова, Логвиненко, 1971).

18. *Saprolegnia uliginosa* Johannes, Arch. Mikrobiol. 14 : 594, 1950.

Икон.: Johannes, l.c. 1950, fig. 1, 2 (iconotyp.); Seymour, The genus *Saprolegnia*, 1970, fig. 78—84.

Гифы неупругие, извилистые, до 40 мкм диам. Геммы немногочисленные, различной формы. Зооспорангии чаще многочисленные, цилиндрические, булавовидные, (100)200—250 × (10)20—30(40) мкм, встречаются крупные и мелкие, расположены симподиально, способны к внутренней пролиферации. Зооспорообразование по сапролегниоидному типу. Цисты 8—14 мкм диам. Оогонии немногочисленные, шаровидные, грушевидные, (40)60(70) мкм диам., латеральные на ножке, реже терминальные. Оболочка толстая, до 6 мкм толщ., гладкая, поры встречаются только в местах соприкосновения с антеридием. Оогониальная ножка короткая, прямая, оогонии кажутся сидячими. Антеридии моноклинные, редко диклинные, по 1—4 у оогония; антеридиальная ветвь короткая, иногда разветвленная, возникает вблизи оогония; антеридиальная клетка булавовидная, соприкасается с оогонием боковой

частью или широко прилегая верхушкой. Ооспоры шаровидные, центрические или субцентрические, (3)5—7(10) в оогонии, 30—35 мкм диам. Прорастание не известно (табл. XXVI, 4).

Сапротрофы во влажной почве, в водоемах с пресной водой.

Европ. ч. (Карелия), Дальн. Восток (Примор.). — Европа (Германия, Исландия), Азия (Индия, Ирак, Япония), Сев. Америка (США).

19. *Saprolegnia unispora* (Coker et Couch) Seymour, The genus *Saprolegnia* : 57, 1970. — *Isoachlya unispora* Coker et Couch, 1923; *Cladolegnia unispora* (Coker et Couch) Johannes, 1955.

Икон.: Coker et Couch in Coker, Saprolegniaceae, 1923, pl. 22, 23 (iconotyp.); Seymour, The genus *Saprolegnia*, 1970, fig. 130—136.

Гифы ровные, умеренно разветвленные, 10—35 мкм диам. Геммы образуются с разной интенсивностью, нитевидные, грушевидные, округлые, терминальные или интеркалярные, одиночные или в цепочке. Зооспорангии многочисленные, веретеновидные, нитевидные, грушевидные, 300 × 40 мкм, расположены цимозно, реже симподиально, способны к внутренней пролиферации. Зооспорообразование по сапролегниоидному типу, редко по диктиоидному или апланоидному. Цисты 10—14 мкм диам. Оогонии многочисленные, латеральные на ножке, реже интеркалярные, шаровидные, грушевидные, (20)40—50(70) мкм диам. Оболочка гладкая, иногда с порами или с 1—2 короткими выступами. Оогониальная ножка прямая или согнутая, иногда разветвленная. Антеридии отсутствуют. Ооспоры центрические или субцентрические, шаровидные, 1—2(4) в оогонии, (20)30—40(45) мкм диам. Прорастание не известно.

Сапротрофы в сырой почве, в водоемах с пресной водой. Отмечен как паразит на мукоровом грибе *Mortierella alpina*.

Европ. ч. (р. Волга, Лен.), Зап. Сибирь (Алт.), Дальн. Восток (Примор.). — Украина, Кавказ (Грузия), Казахстан, Ср. Азия (Узбекистан). — Европа (Великобритания, Германия, Словакия, Чехия), Азия (Индия, Япония), Сев. Америка (США), Австралия.

Как пишет А.А. Милько (1982), вид распространен повсеместно, хотя выделяется нечасто.

Вид морфологически близок к *S. subterranea*. Отличается отсутствием антеридиев, в то время как у *S. subterranea* они встречаются у 34—98 % оогониев. А.А. Милько (1982) считает, что возможно *S. subterranea* следует считать разновидностью *S. unispora*, но это требует дополнительных исследований.

На изучаемой территории пока не обнаружены виды: *S. glomerata* (Tiesenhausen) Lund (1934), *S. australis* Elliot (1968), *S. luxurians* (Bhargava et Srivastava) Seymour (1970) = *Isoachlya luxurians* Bhargava et Srivastava (1966), *S. shikotsuensis* Hatai, Egusa et Awakura (1977), *S. subeccentrica* (Dick) Milko (1979) = *Scoliolegnia subeccentrica* Dick (1969). Так как в этой работе род *Scoliolegnia* не рассматривается как самостоятельный, то, вероятно, к этой группе следует отнести и *Scoliolegnia centrica* Khulbe (1983).

Среди многих описанных в роде *Saprolegnia* видов есть сомнительные. Некоторые отмечены на изучаемой территории: *S. monoica* Pringsh. var. *ocellata* Schkorbato (1923), *S. monoica* Pringsh. var. *tortipes* Schkorbato (1923), *S. variabilis* Minden var. *charkoviensis* Schkorbato (1923), *S. papillosa* (Humphrey) Apinis (1930).

Среди большого числа исключенных видов р. *Saprolegnia* следующие: *S. molluscorum* Nees (1823), *S. minor* Kützing (1843), *S. xylophila* Kützing (1843), *S. candida* Kützing (1849), *S. capitulifera* Braun (1851), *S. androgyna* Archer (1867), *S. debaryi* Walz (1870), *S. spiralis* Cornu (1872), *S. siliquaeformis* Reinsch (1878), *S. schachtii* Frank (1881), *S. philomukes* Smith (1884), *S. mucophaga* Smith (1884), *S. divisa* Pringsh. (1888), *S. elongata* Massee (1891), *S. quisquiliarum* Roumeguere (1891), *S. papillosa* (Humphrey) Apinis (1930), *S. exigua* Murgoci (1947).

Род 11. SOMMERSTORFFIA Arnaudov

Flora, 116 : 109, 1923.

Мицелий нежный, почти без ветвления, вне тела организма-хозяина слаборазвитый, 4—6 мкм диам., ограничен 3—5 короткими, слегка заостренными ветвями. Гифы, за исключением своих концов, равного диаметра; конец атакующей коловратки гифы сужающийся и удлинённый, по форме напоминает гвоздь, он выделяет слизь, к которой прилипает коловратка, а затем атакующая гифа ее механически прокалывает. Гифы, развивающиеся внутри коловратки, более толстые, 5—8 мкм диам., с редкими ответвлениями. Эти ответвления в противоположность первичным гифам не образуют специальных атакующих гиф. Зооспорангии нитевидные, мало отличающиеся от вегетативных гиф, образуют выводную трубку до 55 мкм дл., выходящую из коловратки наружу. Первичные зооспоры инцистируются у вершины выводной трубки; цисты 7—10 мкм диам., они продуцируют подвижные вторичные зооспоры, которые, проплавав некоторое время, также инцистируются перед прорастанием вегетативной гифой. Оогонии малочисленные, округлые, оболочка с тупыми неравномерными выростами. Антеридии отсутствуют. Ооспора одиночная, округлая, 20—22 мкм диам., с гладкой оболочкой; прорастание не известно.

Паразит в теле коловратки, выделялся и из почвы.

Род монотипный.

1. *Sommerstorffia spinosa* Arnaudov, Flora, 116 : 109, 1923.

Икон.: Arnaudov, l.c. 1923, fig. 66, g.

Диагноз вида совпадает с диагнозом рода (табл. XXVII, 1).

На территории бывшего СССР впервые обнаружен К.А. Пыстиной в июле 1974 г. в Лужском р-не Лен. обл. — Европа (Болгария, Великобритания, Словакия, Чехия), Сев.Америка (США), Центр. Америка (Куба).

Карлинг (Karling, 1952) пишет, что наблюдал гриб без специализированных атакующих гиф и с базальной клеткой, служащей для прикрепления таллома к субстрату. В другом сообщении (Prowse, 1954)

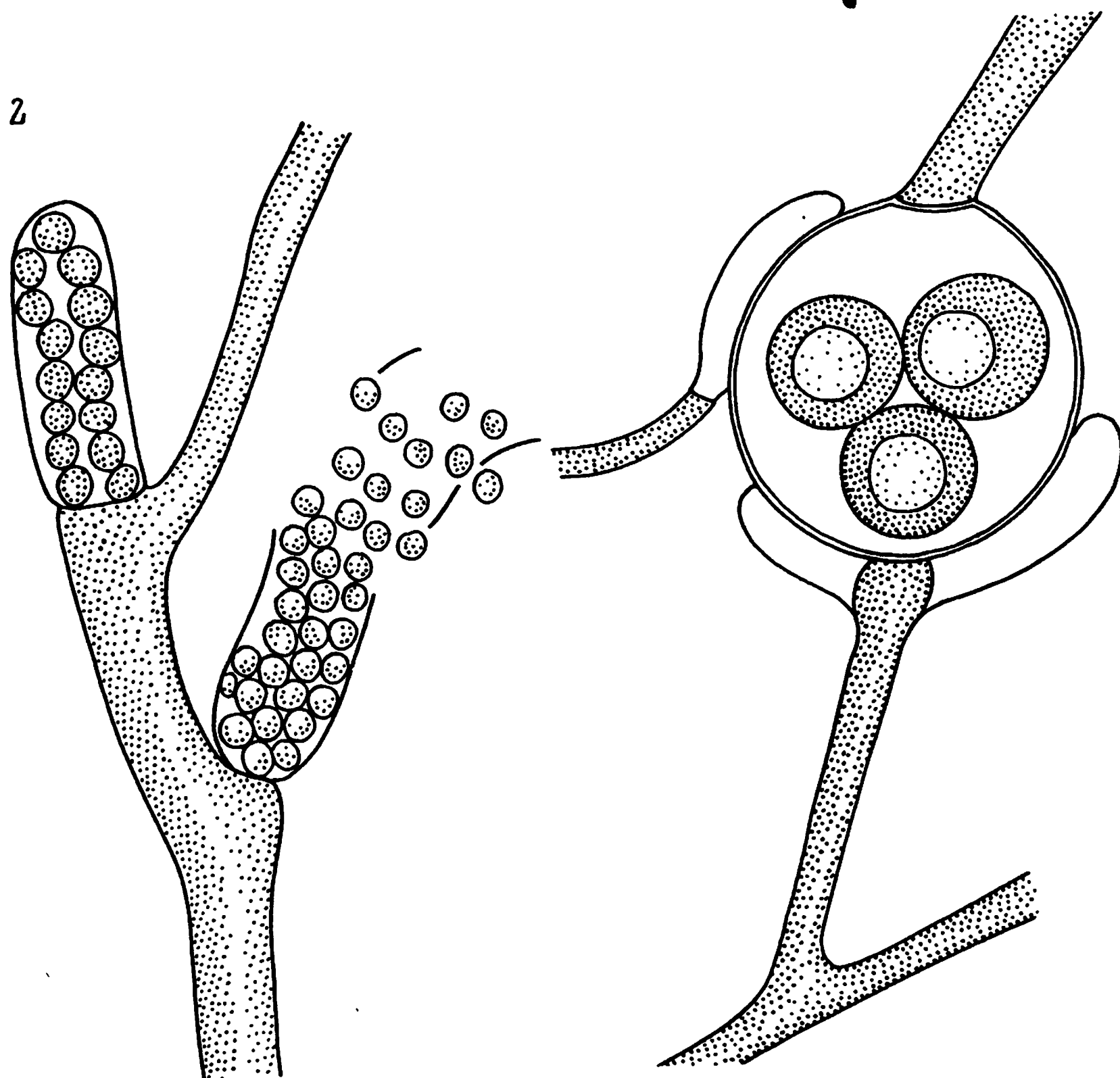
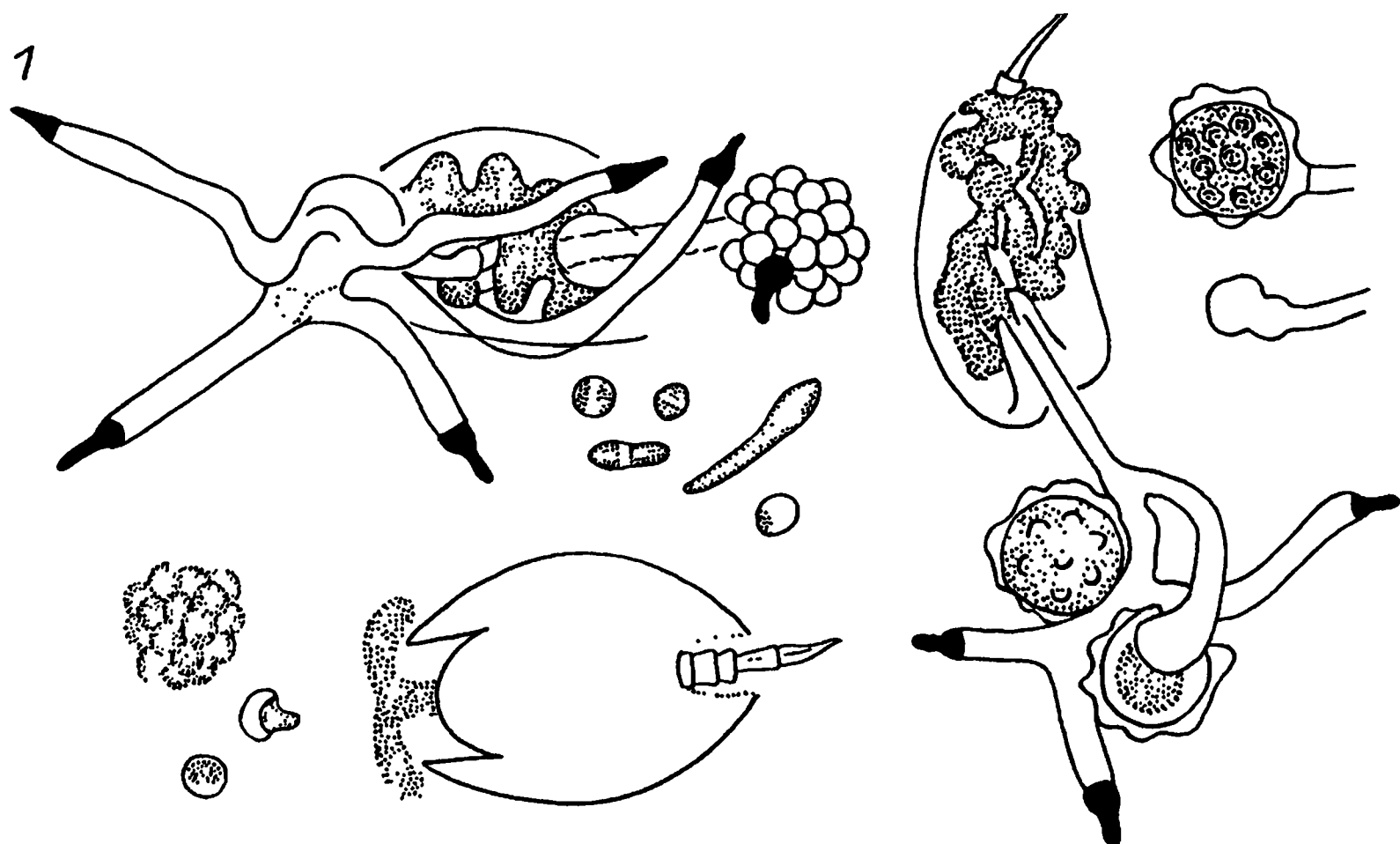


Таблица XXVII

1 — *Sommerstorffia spinosa* Arnaudov в теле простейших (по: Proba, 1979);
2 — *Thraustotheca clavata* (d By.) Humphrey.

указывается на наличие у изолята 4 антеридиев, а также оогониев с гладкой оболочкой и с 1—7 ооспорами. По мнению Сперроу (Sparrow, 1960), авторы, вероятнее всего, имели дело с грибами из других родов, хотя есть еще данные о том, что у этого вида встречаются оогонии с 1 антеридием (Proba, 1979).

С помощью электронной микроскопии были изучены пути попадания гриба в тело коловратки (Saikawa, Hoshino, 1986). Существуют 2 способа поражения организма-хозяина. При эндопаразитическом способе заражение происходит прорастающими спорами, которые напоминают колбовидные структуры с узкими шейками, заканчивающимися шаровидными узелками. Коловратка заглатывает эти споры, а они, продолжая прорасти внутри нее, развивают таллом, который питается за счет коловратки. От этого эндогенного таллома через некоторое время выходят наружу короткие гифальные ответвления, которые и служат для второго способа поражения коловраток. С их помощью гриб захватывает новых коловраток, на апикальных концах инфицирующих структур выделяется аморфная, электронно-плотная клейкая масса.

Имеется подробное описание морфогенеза, круга хозяев и распространения изолята *S. spinosa*, обнаруженного на Аляске (Karling, 1952), в Польше (Czeczuga, Proba, 1980).

Род 12. THRAUSTOTHECA Humphrey

Trans. Amer. Philos. Soc. 17: 131, (1892) 1893; *Dictyuchus* Leitgeb, 1868, p.p.

Гифы разветвленные. Геммы встречаются редко. Зооспорангии булавовидные, цилиндрические, часто неровные в очертаниях, возникают в базипетальной последовательности. Зооспоры полностью или частично инцистируются внутри зооспорангия и освобождаются при разрывах или распаде его оболочки, реже могут покидать зооспорангий через верхушечное отверстие. Оогонии шаровидные. Антеридии диклинные, андрогинные. Ооспоры многочисленные, эксцентрические.

Сапротрофы на растительных и животных остатках в пресной воде, часто в сырой почве, особенно на дне водоемов и водотоков.

Тип рода: *Th. clavata* (d By.) Humphrey.

В роде 3 вида, на изучаемой территории известен 1 вид.

1. *Thraustotheca clavata* (d By.) Humphrey, Trans. Amer. Philos. Soc. 17: 131 (1892), 1893. — *Dictyuchus clavatus* d By., 1882.

Икон.: De Bary in Busgen, Jahrb. wiss. Bot. 1882, 13, fig 1—8 (iconotyp.).

Гифы 40—100 мкм диам. Геммы встречаются очень редко. Зооспорангии усеченно-конические, обратнойцевидные, 35—90 × 60—400 мкм. Зооспоры инцистируются внутри зооспорангия и покидают его при разрыве или разрушении его оболочки. Из цист возникают зооспоры, которые, проплавав некоторое время, вновь инцистируются. Зооспоры мономорфные, дипланетические; цисты 9—12 мкм диам. Оогонии на коротких боковых более тонких гифах, шаровидные, 30—70 мкм

диам., с гладкой оболочкой. Антеридии диклинные, реже андрогинные. Ооспоры по 3—5 в оогонии (редко 9), 18—22 мкм диам., эксцентрические, с одной крупной глобулой (табл. XXVII, 2).

Сапротрофы в огородной почве, в болоте, в воде на растительных, реже животных остатках.

Европ. ч. (Лен., р. Волга). — Эстония, Латвия, Украина, Ср. Азия (Узбекистан). — Европа (Англия, Дания, Германия, Словакия, Франция, Чехия), Азия (Тайвань, Япония), Сев. Америка (США), Центр. Америка (Тобаго, Тринидад, Ямайка), Австралия.

В Узбекистане гриб отмечен как *Dictyuchus clavatus* d By. (Киргизбаева и др., 1985).

У *Th. clavata* изучены методы культивирования, питательная среда, красители, применяемые при изучении морфологии (Schrader, 1938), физиологические особенности (Sorenson, 1964), цитология оогониев, антеридиев и ооспор (Shanor, 1937; Heath, 1974).

Известны еще виды *Th. irregularis* Coker et Ward (1939) и *Th. primoachlya* Coker et Couch (1924). Дик (Dick, 1973) считает род сомнительным.

Род PLECTOSPIRA Drechs.

J. Agr. Res. 34 : 288, 1927.

Мицелий нежный, гифы слаборазветвленные. Зооспорангии состоят из вздутых элементов, часто собранных в неправильные комплексы довольно сложной формы; в узких частях зооспорангия зооспоры расположены в 1 ряд, в более широких — в два и больше. Зооспорообразование по типу *Aphanomyces*. Зооспоры диморфные, первичные инцистирующиеся на вершине выводной трубки, их может быть до 500; вторичные зооспоры свободно отплывающие и позже инцистирующиеся; цисты 6—12 мкм диам. Оогонии терминальные, интеркалярные, латеральные, шаровидные, 15—35 мкм диам., с гладкой оболочкой. Антеридии могут отсутствовать, часто рудиментарные, диклинные. Ооспора одиночная, экс-центрическая, субцентрическая с гладкой оболочкой до 1.5 мкм толщ.

Паразиты на корнях высших растений.

Тип рода: *P. myriandra* Drechs. J. Agr. Res. 34 : 288, 1927.

Кроме типового есть еще вид *P. gemmifera* Drechs. (1929). Вид *P. dubia* Atkins (1954), описанный как паразит ракообразных, позже отнесен к синонимам *Atkinsiella dubia* (Atkins) Vishniac (1959).

Виды рода *Plectospira* на территории бывшего СССР не обнаружены.

Монотипный род *Couchia* Martin с видом *C. circumplexa* Martin (1981) характеризуется своеобразным комплексом аппрессориев, удерживающих личинку комара (*Chironomidae*), на которой этот оомицет паразитирует.

Описан из США. На территории бывшего СССР не обнаружен.

В сем. *Saprolegniaceae* описан род *Aplanes* d By. (1888) с видами *A. braunii* d By. (1888), *A. androgynus* (Archer) Humphrey (1892), *A. treleaseanus*

(Humphrey) Coker (1927). Виды этого рода отмечены во многих флористических работах, указываются они и на территории бывшего СССР (различные регионы европейской части, Кавказ, Средняя Азия, Приморский край). Род был описан на основании своеобразного типа прорастания зооспорангия (апланоидного). Джонсон (Johnson, 1956), изучив культуру *A. treleaseanus*, пришел к выводу, что она относится к роду *Achlya*, так как при определенных условиях наблюдал у нее прорастание зооспорангиев по ахлиоидному типу. Прорастание же зооспорангиев по апланоидному типу при неблагоприятных условиях окружающей среды наблюдается у многих представителей семейства. Поэтому род *Aplanes* признается не всеми микологами (например: Dick, 1973).

Порядок 2. LEPTOMITALES

Таллом либо состоит из базальной клетки, от которой отходят вегетативные или репродуктивные сегменты, либо представлен развивающимися друг за другом сегментами и имеет вид длинных мицелиальных нитей с перетяжками, иногда нити дихотомически ветвятся. Зооспорангии цилиндрические, яйцевидные, грушевидные, овальные, располагаются терминально, латерально или в базипетальной последовательности. Оболочка зооспорангия шиповатая или гладкая. Зооспоры формируются в зооспорангии, способы освобождения зооспор из зооспорангия различные. При половом размножении свойствен гомоталлизм (гетероталлизм известен в р. *Sapromyces*). Оогонии шаровидные, с гладкой оболочкой, как правило, с 1 ооспорой (у *Apodachhyella completa* 4—5 ооспор). Антеридии имеются. Ооспоры плеротические, аплеротические, с периплазмой и без нее, центрические, оболочка утолщенная.

Сапротрофы на растительных и животных остатках в воде. Были исследованы биохимические особенности клеточной стенки и образования целлюлиновых гранул в местах перетяжек на гифах (Lin, Aronson, 1970; Bryant, Howard, 1971; Lee et al., 1976; Lin et al., 1976; Aronson, Lin, 1978; Huizar, Aronson, 1986). У представителей сем. *Leptomitaceae* (*Apodachhya* и *Leptomitus*) в клеточных стенках обнаружен хитин, что может быть использовано как дополнительный биохимический критерий в таксономии порядка (Bertke, Aronson, 1980).

Порядок включает 2 семейства.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ СЕМЕЙСТВ

- 1. Таллом мицелиальный, гифы с перетяжками. При формировании ооспоры нет деления на оопласт и периплазму 1. *Leptomitaceae*.
- Таллом представлен базальной клеткой, из которой развиваются гифальные сегменты, располагаясь как бы на ножке. Содержание ооспоры при созревании делится на оопласт и периплазму 2. *Rhipidiaceae*.

Семейство 1. LEPTOMITACEAE Kützing

Phycologia Generalis, Lipsiae : 150, 1843.

Мицелий состоит из довольно длинных гиф, которые через примерно равные расстояния разделены перетяжками на сегменты. Протоплазма содержит преломляющие свет гранулы, которые особенно заметны вблизи перетяжек. Если гранулы находятся в перетяжках, то выглядят как пробочки, но настоящих перегородок никогда не образуется. Зооспорангии терминальные, интеркалярные, гладкостенные, формируются либо из отдельных сегментов гиф и внешне не отличаются от последних, либо представлены расширенными сегментами с сочковидными выводными трубками. Зооспоры диморфные: первичные и вторичные. Оогонии шаровидные, антеридии формируются из поддерживающего оогоний сегмента или отсутствуют. Ооспора одиночная или по несколько в оогонии, ее содержимое не дифференцировано на оопласт и периплазму.

Сапротрофы на растительных и животных остатках в пресной воде.

Тип семейства: *Leptomitus* Agardh.

В семействе 3 рода. На изучаемой территории известны 2 рода.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ

- | | |
|---|------------------------|
| 1. Зооспорангии почти не отличаются от вегетативных сегментов; половая стадия не известна | 2. <i>Leptomitus</i> . |
| — Зооспорангии грушевидные, овальные, легко отличимые от вегетативных сегментов; половая стадия имеется | 1. <i>Apodachlya</i> . |

Род 1. APODACHLYA Pringsh.

Berichte deutsch. bot. Gesell. 1 : 289, 1883.

Гифы с перетяжками, псевдосептами. Зооспорангии терминальные на главных гифах и на боковых ответвлениях, расположены симподиально, одиночные, реже в цепочке, шаровидные, грушевидные, эллипсоидальные. Зооспоры диморфные, первичные инцистируются или сразу после выхода из верхушечного, реже из бокового отверстия зооспорангия, или после непродолжительного плавания. Оогонии шаровидные, иногда грушевидные, с гладкой оболочкой. Антеридий одиночный. Ооспора одиночная, толстостенная, плеротическая, с одной или несколькими крупными, преломляющими свет глобулами.

Сапротрофы на растительных остатках в водной среде, как правило, в чистых водоемах, озерах, реках.

Тип рода: *A. brachynema* (Hildebr.) Pringsh.

В роде 5 видов. На изучаемой территории известны 2 вида.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

- | | |
|---|-------------------------|
| 1. Первичные зооспоры инцистируются сразу после выхода у отверстия зооспорангия; оболочка ооспоры без заметной точечности | 2. <i>A. pyrifera</i> . |
| | |

— Первичные зооспоры инцистируются после непродолжительного плавания; оболочка ооспоры с заметной точечностью 1. *A. brachynema*.

1. *Apodachlya brachynema* (Hildebr.) Pringsh., Berichte deutsch. bot. Gesell. 1: 289, 1883. — *Leptomitius brachynema* Hildebr. 1867—1868; *Apodya brachynema* (Hildebr.) Cornu, 1872; *Apodachlya brachynema* (Hildebr.) Pringsh. var. *major* Tiesenhausen, 1912.

Гифы разветвленные, с перетяжками, сегменты 20—200 мкм дл., 5—25 мкм диам., у боковых гиф ближе к верхушкам сегменты укорачиваются, напоминая нитку бус. Зооспорангии терминальные, одиночные, иногда располагаются по 2—3 вместе, коротко симподиально или пучком, реже цепочкой, яйцевидные, эллипсоидальные или грушевидные, 15—75 × 20—55 мкм; зооспоры диморфные, покидают зооспорангий через выводное отверстие, расположенное на вершине или сбоку; первичные зооспоры инцистируются после непродолжительного плавания; цисты 8—10 мкм. Оогонии шаровидные, грушевидные, 23—30 мкм диам., терминальные, субапикальный сегмент функционирует как антеридий. Ооспора одиночная, 20 мкм диам., плеротическая, с 1—2 крупными, преломляющими свет глобулами, эксцентрическая; оболочка гладкая, до 2 мкм толщ., с заметной точечностью (табл. XXVIII, 2).

Сапротрофы на растительных, реже животных остатках в пресной воде, во влажной почве.

Европ.ч. (Карелия, р. Волга), Зап. Сибирь (Алт.), Дальн. Восток (Примор.). — Латвия, Украина, Казахстан, Ср. Азия (Узбекистан). — Европа (Великобритания, Германия, Нидерланды, Польша, Словакия, Чехия, Швейцария), Азия (Китай, Япония), Сев. Америка (США).

Была описана разновидность *A. brachynema* (Hildebr.) Pringsh. var. *major* Tiesenhausen (1912), отличающаяся от типовой формы более крупными зооспорангиями и гифальными сегментами. Но размеры репродуктивных органов очень вариабельны и связаны с условиями культивирования, поэтому ряд исследователей (Coker, 1923; Sparrow, 1960) считает, что по этим признакам выделять разновидность вряд ли надо, но признают возможность выделения формы.

Изучались генетические особенности этого вида (Bryant, Howard, 1971).

2. *Apodachlya pyrifera* Zopf, Nova, Acta Acad. Leop-Carol. 52: 367, 1888; *Leptomitius piriferus* Zopf, 1890; *Apodachlya pyrifera* Zopf var. *macrosporangia* Tiesenhausen, 1912; *A. pyrifera* Zopf f. *macrosporangia* (Tiesenhausen) Sparrow, 1960.

Икон.: Zopf, l.c. 1888, tab. 21, fig. 1—21 (iconotyp.).

Гифы до 17 мкм диам., с перетяжками, сегменты разной длины. Зооспорангии терминальные, расположены симподиально, сидячие без ножки, грушевидные, лимоновидные, эллипсоидальные, 25—55 × 12—32 мкм, с выводным отверстием в виде короткой трубки до 5 мкм дл.,

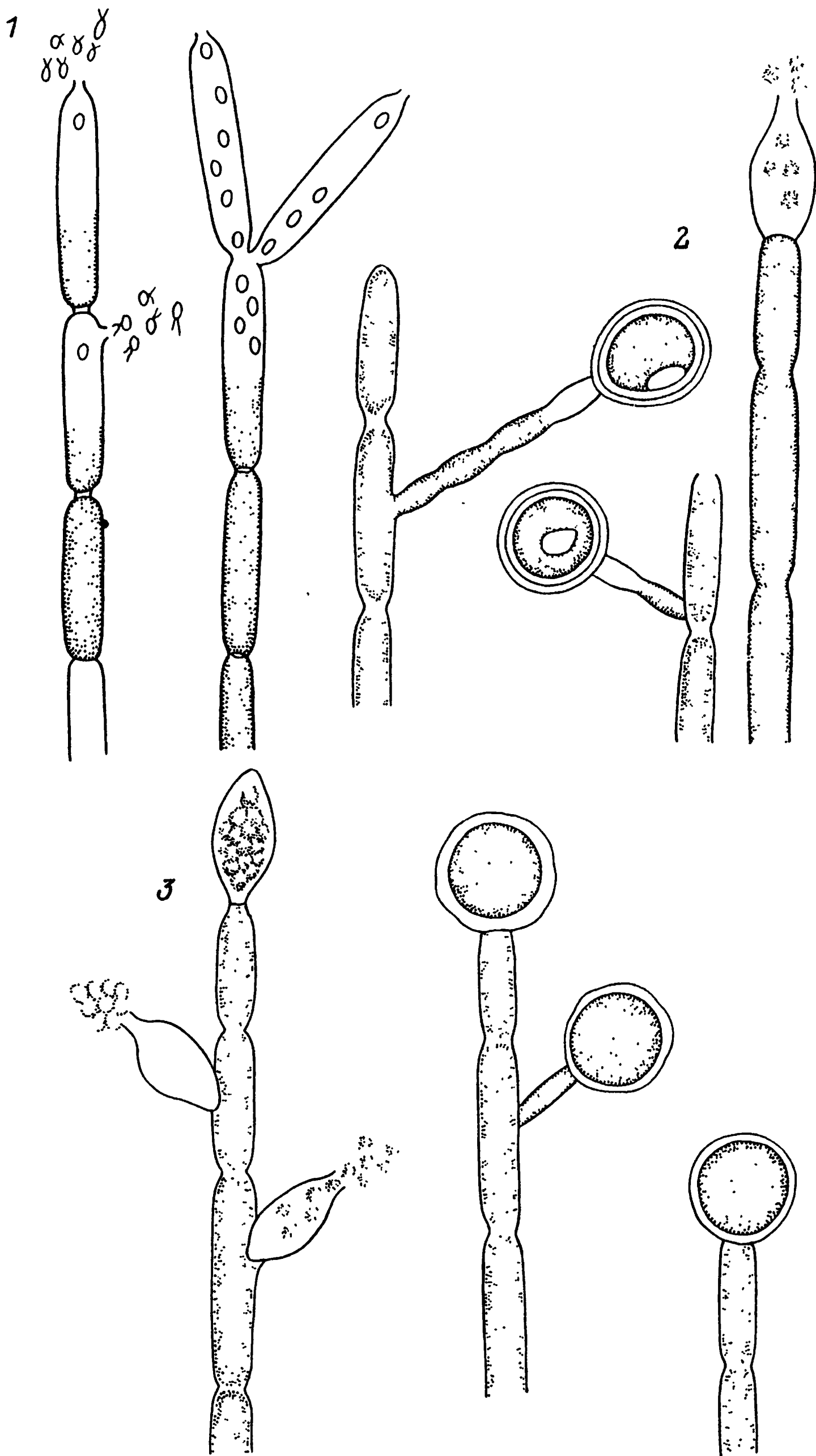


Таблица XXVIII

1 — *Leptomitius lacteus* (Roth) Agardh; 2 — *Apodachlya brachynema* (Hildebr.) Pringsh.;
3 — *A. pyrifer* Zopf.

чаще на вершине зооспорангия. Зооспоры диморфные, первичные зооспоры инцистируются у отверстия зооспорангия; цисты 10—12 мкм диам. Оогонии на коротких боковых ветвях, шаровидные, 25—35 мкм диам. Антеридии боковые, возникающие из субоогониального сегмента или иногда из главной гифы и примыкающие к оогонию сбоку. Ооспора одиночная, плеротическая, с 1 или несколькими преломляющими свет глобулами, оболочка до 1 мкм толщ. (табл. XXVIII, 3).

Сапротрофы на растительных остатках в пресной воде, встречаются на попавших в воду шишках хвойных деревьев, иногда во влажной почве.

Зап. Сибирь (Алт.), Дальн. Восток (Примор.). — Латвия, Украина, Кавказ (Азербайджан), Казахстан, Ср. Азия (Узбекистан). — Европа (Великобритания, Германия, Дания, Польша, Словакия, Чехия, Швейцария), Азия (Китай), Сев. Америка (Мексика, США), Центр. Америка (Панама, Тринидад), Юж. Америка (Бразилия).

Была описана новая разновидность *A. pyrifer* var. *macrosporangia* Tiesenhausen (1912), отличающаяся более крупными по сравнению с типовой разновидностью зооспорангиями. Так как размеры репродуктивных органов довольно вариабельны и зависят в некоторой степени от условий культивирования, оснований для выделения разновидности, вероятно, нет.

У некоторых изолятов *Apodachlya* наблюдается точечность оболочки ооспор. По этому признаку был описан вид *A. punctata* Minden (1912), но некоторые микологи (Coker, 1923; Coker, Leitner, 1938) рассматривали этот вид как сомнительный, хотя большинство (Sparrow, 1960; Höhnk, 1935a; Johnson, 1956; Cejr, 1959) признают самостоятельность *A. punctata*.

Вид *A. seriata* Lund (1934) был описан на основании длинных зооспорангиев, расположенных в цепочке по 3—4. Но подобные цепочки, в которых число зооспорангиев доходило до 6, упоминались для *A. brachynema* var. *major* (Tiesenhausen, 1912), *A. brachynema* и *A. pyrifer* (Jacobs, 1982). Остальные признаки *A. seriata* повторяют диагноз *A. pyrifer*, и хотя ряд исследователей поддерживает мнение о самостоятельности вида *A. seriata* (Cejr, 1959; Perrot, 1960; Sparrow, 1960; Dick, 1973), существует точка зрения о тождественности видов *A. seriata* и *A. pyrifer* (Jacobs, 1982).

Кроме вышеперечисленных описан еще вид *A. minima* Coker et Leitner (1938), отличающийся мелкими, менее 20 мкм диам., оогониями.

Имеется работа по таксономии рода *Apodachlya* (Jacobs, 1982).

Из рода *Apodachlya* был выделен род *Apodachlyella* Indoh (1939) с единственным видом *A. completa* (Humphrey) Indoh = *Apodachlya completa* Humphrey. Он отличался в основном тем, что оогонии и антеридии не отделялись перегородкой от несущих гиф. Зарегистрирован в США и Японии.

Systema algarum : 47, 1824; *Apodya* Cornu, 1872.

Гифы узкие, с равномерно расположенными перетяжками — псевдоперегородками. При повреждении гифы легко распадаются на сегменты, которые при благоприятных условиях могут возобновить рост и образовать новые колонии. Зооспорангии внешне малоотличимые от вегетативных сегментов, расположены терминально, интеркалярно или в базипетальной последовательности. Зооспоры покидают зооспорангий через апикальную или боковую пору. Органы половой репродукции не известны.

Сапротрофы на растительных и животных остатках, часто в сильно загрязненных водах. Отмечен как некротроф рыб (Willoughby, Roberts, 1991).

Род монотипный.

1. *Leptomitius lacteus* (Roth) Agardh, *Systema algarum* : 47, 1824. — *Conferva lactea* Roth, 1800; *Leptomitius libertiae* Agardh, 1824; *Saprolegnia libertiae* (Agardh) Kützing, 1849; *S. lactea* Pringsh., 1860; *Apodya lactea* Cornu, 1872; *Saprolegnia corcagiensis* Hartog, 1886—1887.

Икон.: Pringsheim, Jahrb. wiss. Bot. 2, 1860, tab. 23, fig. 6—10, tab. 25, fig. 1—6 (iconotyp.); Coker, Saprolegniales, 1923, tab. 58.

Колонии белые, в природе мицелиальные тяжи прикрепляются к подводным предметам, в комплексе могут достигать 40 см дл. и 1 см толщ. Гифы 10—20 мкм диам., с перетяжками на расстоянии 100—400 мкм. Зооспорангии цилиндрические, внешне неотличимые от вегетативных гиф, терминальные и базипетальные, с верхушечным выводным отверстием, если интеркалярные, то выводное отверстие расположено сбоку. Зооспоры диморфные, первичные после движения и кратковременного периода покоя превращаются во вторичные. Цисты первичных зооспор 10—11 мкм, вторичных иногда крупнее, до 15 мкм диам. Оогонии, антеридии, ооспоры отсутствуют (табл. XXVIII, 1).

Сапротрофы в воде, часто загрязненной сточными водами фабрик и заводов, но встречаются и в чистых проточных водоемах.

Распространен очень широко.

В 1971 г. была описана разновидность этого вида *L. lacteus* var. *nevaensis* Kokolija. Гриб выделен в дельте р. Невы (Ленинградская обл.) со дна и с подводных предметов. Отличается более длинными участками гиф между перетяжками (до 700 мкм) и более низкой оптимальной температурой развития в лабораторных условиях, 4 °С, а не 18—25 °С, как отмечает автор у основной разновидности (Коколия, 1971). Но имеются данные, что в природе вид *L. lacteus* выделяется в течение всего года, включая зимний период, когда температура воды не выше +3 °С (Schade, 1940; Yerkes, 1966), известны находки этого гриба на Аляске (Thulloch, 1934). Поэтому вряд ли стоит выделять на основе лишь одного отличительного признака — длины сегмента — новую разновидность. В роде имеется около 30 исключенных названий видов (Sejр, 1959). Изучали влияние различных факторов среды на развитие гриба (Schade, 1940; Коколия, 1968, 1971, и др.).

Семейство 2. RHIPIDIACEAE Sparrow

The Aquatic Phycomycetes, exclusive of the Saprolegniaceae and Pythium : 65, 1943.

Таллом дифференцирован на „ствол” и „ветви”, т.е. на базальную клетку разнообразной формы и разветвленные гифы, на которых возникают репродуктивные органы. Зооспорангии эллиптические, удлинённо-овальные, ладьевидные, с гладкой или шиповатой оболочкой, возникают одиночно или в мутовках. Зооспоры мономорфные, известны только вторичные. Оогонии шаровидные, овальные, с гладкой или шиповатой оболочкой. Антеридии андрогинные, образуют заметную оплодотворяющую трубку. Ооспора одиночная, содержимое дифференцировано на ооплазму и периплазму; оболочка сложной структуры, может состоять из гладкого эндогенного слоя и утолщенного неровного, с гранулами или выростами — экзогенного. Прорастание ооспор не известно.

Сапротрофы на растительных остатках (ветви и плоды) в пресной воде.

Тип семейства: *Rhipidium* Cornu.

В семействе 6 родов. На изучаемой территории известны 4 рода.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ

1. Базальная клетка дает начало „ветвям” первого и второго порядка, на которых формируются органы спороношения 2.
- Органы спороношения формируются непосредственно на базальной клетке 2. *Mindeniella*.
2. Зооспорангии гладкостенные 3.
- Зооспорангии гладкостенные и шиповатые 1. *Araiospora*.
3. Оболочка ооспоры волнистая 4. *Sapromyces*.
- Оболочка ооспоры сетчатая 3. *Rhipidium*.

Род 1. ARAIOSPORA Thaxter

Bot. Gaz. 2 : 326, 1896; *Rhipidium* Cornu, 1871, p.p.

Таллом в виде дерева. Базальная клетка (широкий „ствол”) прикреплена к субстрату ризоидами и несет на вершине ряд относительно узких, цилиндрических гиф („ветвей”), которые могут ветвиться повторно, образуя подобие зонтика. Все ветви имеют псевдоперегородки и поделены на сегменты. Зооспорангии двух типов: гладкие и орнаментированные шипами или пальцевидными выростами. Гладкие зооспорангии появляются первыми, они более узкие по сравнению с орнаментированными. Зооспорообразование часто сопровождается появлением тонкостенного пузыря, существующего короткое время (по типу зооспорообразования у *Pythium*). Оогонии шаровидные, формируются часто вместе с зооспорангиями, образуя мутовки или зонтики, отделяются от гифального сегмента отчетливой перетяжкой. Антеридии на длинных, часто ветвящихся гифах, возникающих вблизи оогония. Ооспора

одинокая, в зрелом состоянии окружена своеобразным пристеночным слоем. Прорастание ооспор не известно.

Сапротрофы на ветках и плодах в водоемах с прозрачной и чаще холодной водой.

Тип рода: *A. pulchra* Thaxter.

В роде 4 вида. На изучаемой территории известны 2 вида.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

- | | |
|---|------------------------------|
| 1. Антеридии моноклинные, ооспора плеротическая | . . . 1. <i>A. pulchra</i> , |
| — Антеридии диклинные, ооспора аплеротическая | . . . 2. <i>A. spinosa</i> , |

1. *Araiospora pulchra* Thaxter, Bot. Gaz. 21 : 328, 1896.

Икон.: Thaxter, l.c. 1896, tab. 23, fig. 20—25 (iconotyp.).

Базальная клетка крупная, с цилиндрической или почти конической верхушкой, 800—1500 мкм дл. и 25—50 мкм диам., толстостенная, прикреплена к субстрату несколькими мощными ризоидами. Первичные и вторичные ветви многочисленные, расположены пучком, представлены субцилиндрическими сегментами, более узкими и длинными, 275—2750 мкм дл. Зооспорангии развиваются на ножках-перетяжках. Гладкие зооспорангии почти цилиндрические или широкобулавовидные, 120—175 × 30—35 мкм; шиповатые зооспорангии широкояйцевидные, грушевидные, (45)60—70 × 45—50(70) мкм, шипы 10—35 мкм дл., располагаются чаще по всей поверхности зооспорангия. Зооспорообразование и зооспоры типичные для рода. Оогонии формируются на тех же сегментах, что и зооспорангии, на очень коротких и узких оогониальных ветвях, они шаровидные, 30—60 мкм диам., с гладкой оболочкой. Антеридии моноклинные, реже андрогинные, булавовидные, располагаются на короткой изогнутой антеридиальной ветви и примыкают к оогонию у его основания. Ооспора одиночная, шаровидная, плеротическая, желтоватая, 35—45 мкм диам., пристеночный слой широкий, до 10 мкм, выглядит как бы разделенным на камеры (табл. XXIX, 1).

Сапротрофы на ветках в чистых стоячих водах, часто осенью.

Дальн. Восток (Примор.). — Ср. Азия (Кыргызстан). — Европа (Словакия, Чехия), Сев. Америка (США).

Изучалась цитология спорообразования (King, 1903).

2. *Araiospora spinosa* (Cornu) Thaxter, Bot. Gaz. 21 : 326, 1896. — *Rhipidium spinosum* Cornu, 1872.

Икон.: Cornu, l.c. 1872, tab. 5, fig. 1—9; Minden in Falck, Mycol. Unters. Ber. 1916, 2, tab. 1, fig. 1—8 (iconotyp.).

Базальная клетка цилиндрическая, с закругленной вершиной, 800 мкм дл. и до 160 мкм диам., толстостенная, прикреплена к субстрату многочисленными ризоидами. Первичные и вторичные ветви, представленные сегментами, значительно уже, 70—95 мкм диам., формируются в виде зонтика, до 8 ветвей в пучке, по 2—6 штук. Гладкие зооспо-

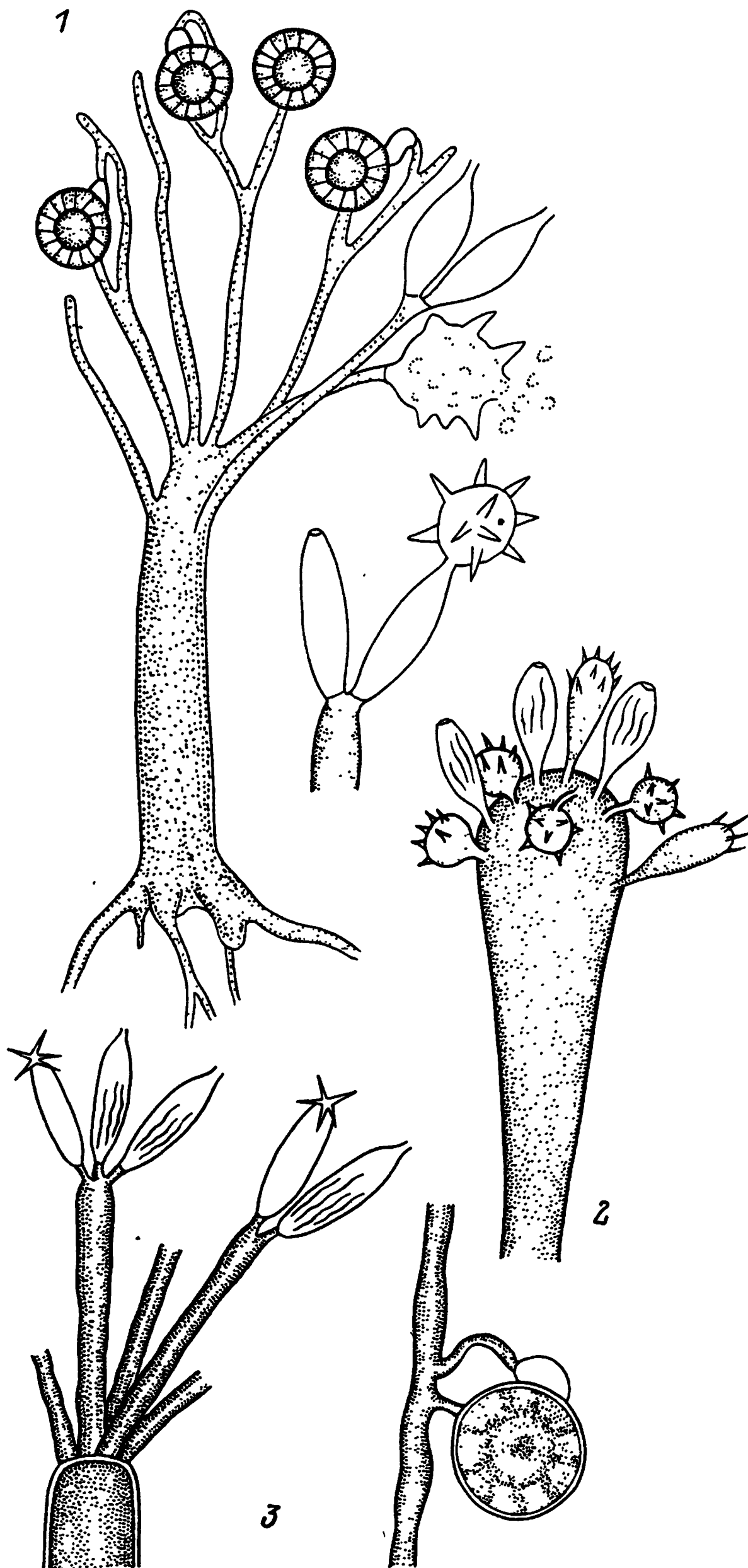


Таблица XXIX

1 — *Araiospora pulchra* Thaxter; 2 — *Mindeniella spinospora* Kanouse;
3 — *Araiospora spinosa* (Cornu) Thaxter.

рангии эллипсоидальные, 90—150 × 45—60 мкм; шиповатые — яйцевидные или широкоэллипсоидальные, 100—150 × 40—80 мкм; шипы располагаются на вершине зооспорангия вокруг выводной поры, они ровные или крючковидные, 60—70 × 9 мкм. Зооспорообразование и зооспоры типичные для рода. Оогонии шаровидные, с гладкой коричневатой оболочкой, располагаются одиночно или пучком по несколько штук на коротком сегменте или отходящей сбоку от сегмента оогониальной ветви. Антеридии диклинные, антеридиальная клетка относительно крупная, цилиндрическая, с клювовидной вершиной, соприкасающейся с оогонием, антеридиальная ветвь тонкая, длинная, часто извилистая и закручена вокруг сегмента. Ооспора шаровидная, аплеротическая, с толстым структурным пристенным слоем (табл. XXIX, 3).

Сапротрофы на ветках и плодах (часто *Quercus* и *Alnus*) в чистых стоячих водах, часто при низкой температуре (5—12 °C).

Европ.ч. (Лен.), Дальн. Восток (Примор.). — Европа (Германия, Польша, Словакия, Франция, Чехия).

В роде *Araiospora* описаны еще виды: *A. coronata* Linder (1926) и *A. streptandra* Kevorkian (1934), обнаруженные на Американском континенте и отличающиеся расположением шипов на шиповатом зооспорангии, размерами репродуктивных органов и структурой пристеночного слоя ооспор.

Род 2. MINDENIELLA Kanouse

Amer. J. Bot. 14 : 31, 1927.

Таллом представлен широкой цилиндрической, булавовидной или клубневидной базальной клеткой с ризоидами. Зооспорангии широкоэллипсоидальные, грушевидные, булавовидные, тонкостенные, возникают на короткой узкой толстостенной ножке, прикрепленной к базальной клетке. Зооспоры вторичные, формируются в зооспорангии и покидают его через вершинное отверстие. Ооспора одиночная, шаровидная, толстостенная, развивается апогамно в оогонии с шиповатой оболочкой, полностью его заполняя. Прораствание ооспор не известно.

Тип рода: *M. spinospora* Kanouse.

В роде 2 вида. На изучаемой территории известен 1 вид.

1. *Mindeniella spinospora* Kanouse, Amer. J. Bot. 14 : 301, 1927.

Икон.: Kanouse, l.c. 1927, tab. 34 (iconotyp.).

Базальная клетка в виде широкого клубня, реже булавовидная или цилиндрическая, как правило, неразветвленная, иногда апикальный конец делится на 2 доли, 200—850 мкм дл., 100—200 мкм диам. в самой широкой части и 30—40 мкм диам. в самой узкой, у основания базальной клетки, от которой отходят ризоиды. Зооспорангии развиваются на коротких тонких ножках-перетяжках, расположенных на верхней расширенной части базальной клетки. Зооспорангии крупные, грушевидные, яйцевидные, переменны в размерах — 70—250 мкм дл. и 33—75 мкм диам., с гладкой оболочкой или иногда с несколькими (4—8) шипами

вокруг выводной поры. Зооспорообразование сапролегниоидного типа. Зооспоры крупные, 8—15 мкм дл., 6—10 мкм шир., содержат большое количество мелких, преломляющих свет глобул. Оогонии возникают на тонких коротких ножках-перетяжках среди зооспорангиев, они шаровидные, с утолщенной желтовато-бурой оболочкой, покрытой нечастыми, но довольно крупными шипами до 14—30 мкм дл. Антеридии отсутствуют. Ооспора одиночная плеротическая. Прорастание ооспор не известно (табл. XXIX, 2).

Сапротрофы на плодах и ветках, попавших в воду, чаще в стоячей воде осенью.

Дальн. Восток (Примор.). — Ср. Азия (Кыргызстан, Узбекистан). — Европа (Великобритания, Германия), Сев. Америка (США).

Имеется работа с подробным описанием морфолого-биологических особенностей этого вида (Sparrow, Gutter, 1941).

В этом роде описан еще вид *M. asymmetrica* Johnson (1951), известный по находкам в США и отличающийся от *M. spinospora* более мелкими зооспорами, зооспорангиями и своеобразной базальной клеткой.

Род 3. RHIPIDIUM Cornu

Bull. Soc. Bot. France, 18: 53, 1871, non *Rhipidium* Bernhardii, 1800 (1801), non *Rhipidium* Wallroth, 1833.

Таллом прикреплен к субстрату ризоидами и хорошо дифференцирован на основной мощный „ствол” — базальную клетку, которая, расширяясь в верхней части, предстает двух или трехлопастной. От лопастей отходят более узкие цилиндрические ветви с перетяжками у основания, несущие репродуктивные органы. Ветви могут быть симподиально разветвлены. Зооспорангии терминальные, форма их варьирует от почти шаровидной до удлинненно-эллипсоидальной. Зооспорообразование по типу рода *Pythium*, причем везикул имеет тенденцию удлиняться и перед разрывом становится цилиндрическим. Зооспоры монормфные, первичные. Оогонии терминальные, шаровидные, на короткой тонкой ножке. Антеридии андрогинные, моноклинные, диклинные, могут отсутствовать. Ооспора одиночная, со структурной оболочкой.

Сапротрофы на растительных остатках (ветках, плодах), попавших в воду.

Тип рода: *R. interruptum* Cornu.

Род включает 4 вида. На изучаемой территории известны 2.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

- 1. Антеридии андрогинные, моноклинные, на коротких антеридиальных ветвях 1. *R. americanum*.
- Антеридии диклинные, на длинных антеридиальных ветвях 2. *R. interruptum*.

1. *Rhipidium americanum* Thaxter, Bot. Gaz. 21 : 327, 1896.

Икон.: Thaxter, l.c. 1896, tab. 21, fig. 1—15 (iconotyp.); Cejp, Flora ČSR, 1. Oomycetes, 1959, obr. 121.

Базальная клетка цилиндрической формы, 120—300 мкм шир., на вершине расширяющаяся и разделяющаяся на доли, от которых отходят тонкие гифы, несущие на своем конце репродуктивные органы. Зооспорангии овальные, эллипсоидальные, 30—90 × 20—45 мкм. Зооспоры выходят из выводного вершинного отверстия и скапливаются около него, сдерживаемые некоторое время тонкостенным везикулом, оболочка которого затем разрывается, и зооспоры расплываются. Циста 10—12 мкм диам. Оогонии шаровидные, 35—55 мкм диам., с утолщенной гладкой оболочкой. Антеридии андрогинные, на коротких антеридиальных ветвях, отходящих от гифы вблизи основания оогония; антеридиальная клетка мешковидная, соприкасается с оогонием в его базальной части. Ооспора шаровидная, 25—40 мкм диам., с бесцветной или желтоватой оболочкой сложной структуры, напоминающей многоконечную туповершинную звезду. Прорастание ооспор не известно (табл. XXX, 1).

Сапротрофы на растительных остатках, чаще плодах, попавших в холодную воду.

Европ.ч. (Карелия, Лен.), Дальн. Восток (Примор.). — Украина, Ср. Азия (Кыргызстан, Узбекистан). — Европа (Великобритания, Германия, Дания, Словакия, Чехия), Азия (Япония), Сев. Америка (США).

Гриб хорошо культивируется на яблоках (Emerson, 1950).

2. *Rhipidium interruptum* Cornu, Bull. Soc. Bot. France, 18 : 58, 1871; *R. continuum* Cornu, 1871; *R. europaeum* Minden, 1912; *R. europaeum* var. *interruptum* Minden, 1916; *R. europaeum* f. *attenuata* Kanouse, 1927; *R. europaeum* var. *compactum* Forbes, 1935; *R. interruptum* f. *attenuata* (Kanouse) Coker, 1937.

Икон.: Minden, Krypt.-Fl. Mark Brandenburg, 1912, 5, fig. 9, a-e; Minden in Falck Mycol. Unters. Ber. 1916, 2, tab. 2, fig. 9—20 (iconotyp.); Cejp, Flora CSR, 1. Oomycetes, 1959, obr. 124.

Базальная клетка короткая и широкая, 100 × 800 мкм, на вершине разделяется на лопасти, которые тоже могут делиться. Базальная клетка прикрепляется к субстрату ризоидами, форма, количество и величина которых очень переменны. Многочисленные гифы, на которых формируются репродуктивные органы, отходят от лопастей, отделяясь от них узкой перетяжкой — псевдоперегородкой, они до 500 мкм дл. и 7—15 мкм шир., ветвление отмечается редко. Зооспорангии терминальные, одиночные, реже возникают пучком, яйцевидные, эллипсоидальные, на тонких коротких ножках, 40—80 × 20—45 мкм, часто с вершинным сосочковидным выростом и тонкой гладкой оболочкой. Зооспорообразование типичное для рода; циста 12—13 мкм диам. Оогонии терминальные, возникают, как и зооспорангии, на тонкой ножке-перетяжке, шаровидные, грушевидные, 40—60 мкм диам., с тонкой гладкой бесцветной оболочкой. Антеридии диклинные, одиночные, на длинных тонких, до 10—15 мкм шир., антеридиальных ветвях, как правило, неразветвленных; антеридиальная клетка округлая, 15—20 мкм, соприкасается с базальной частью оогония. Ооспора одиночная, шаровидная, эллипсоидальная, 25—50 мкм диам., аплеротическая с бесцветной или

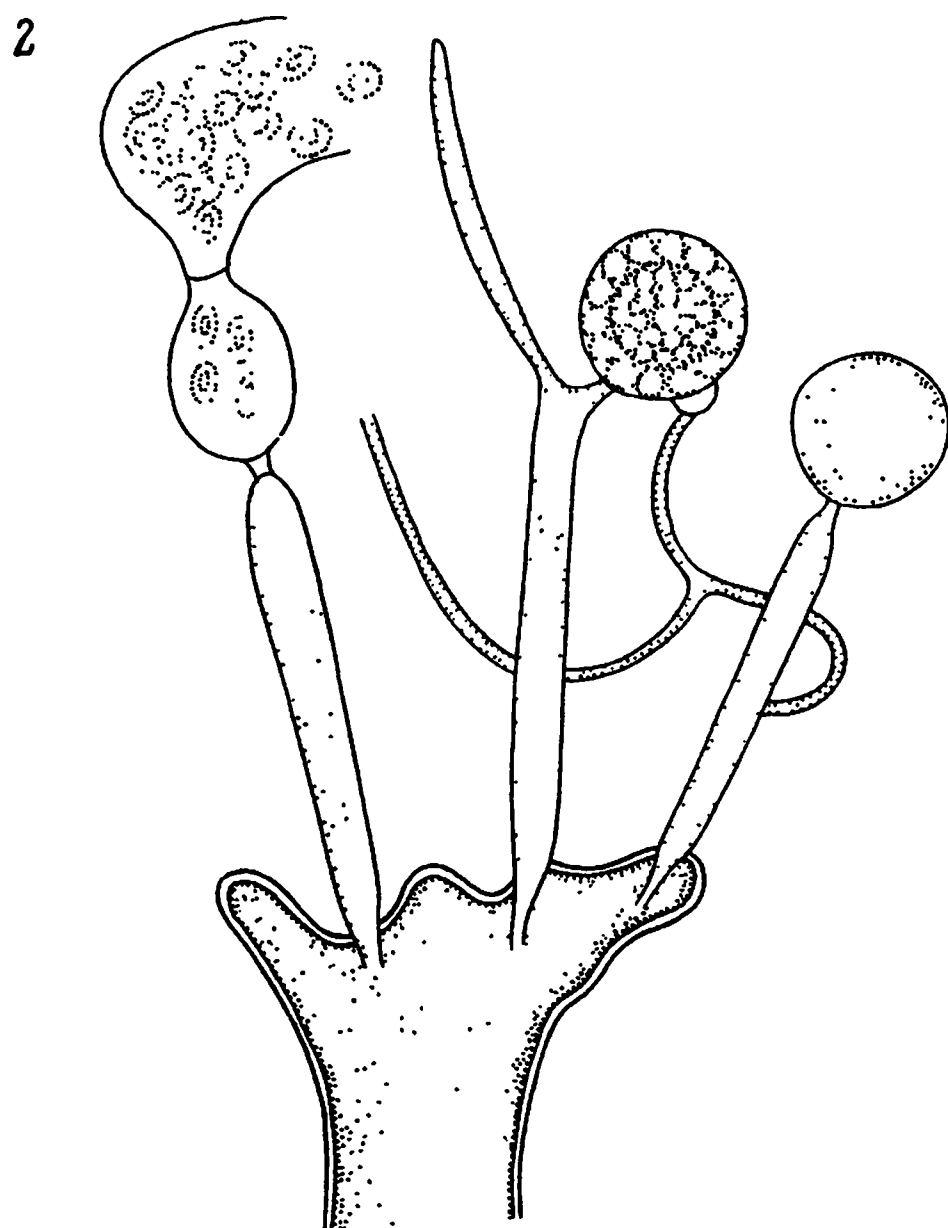
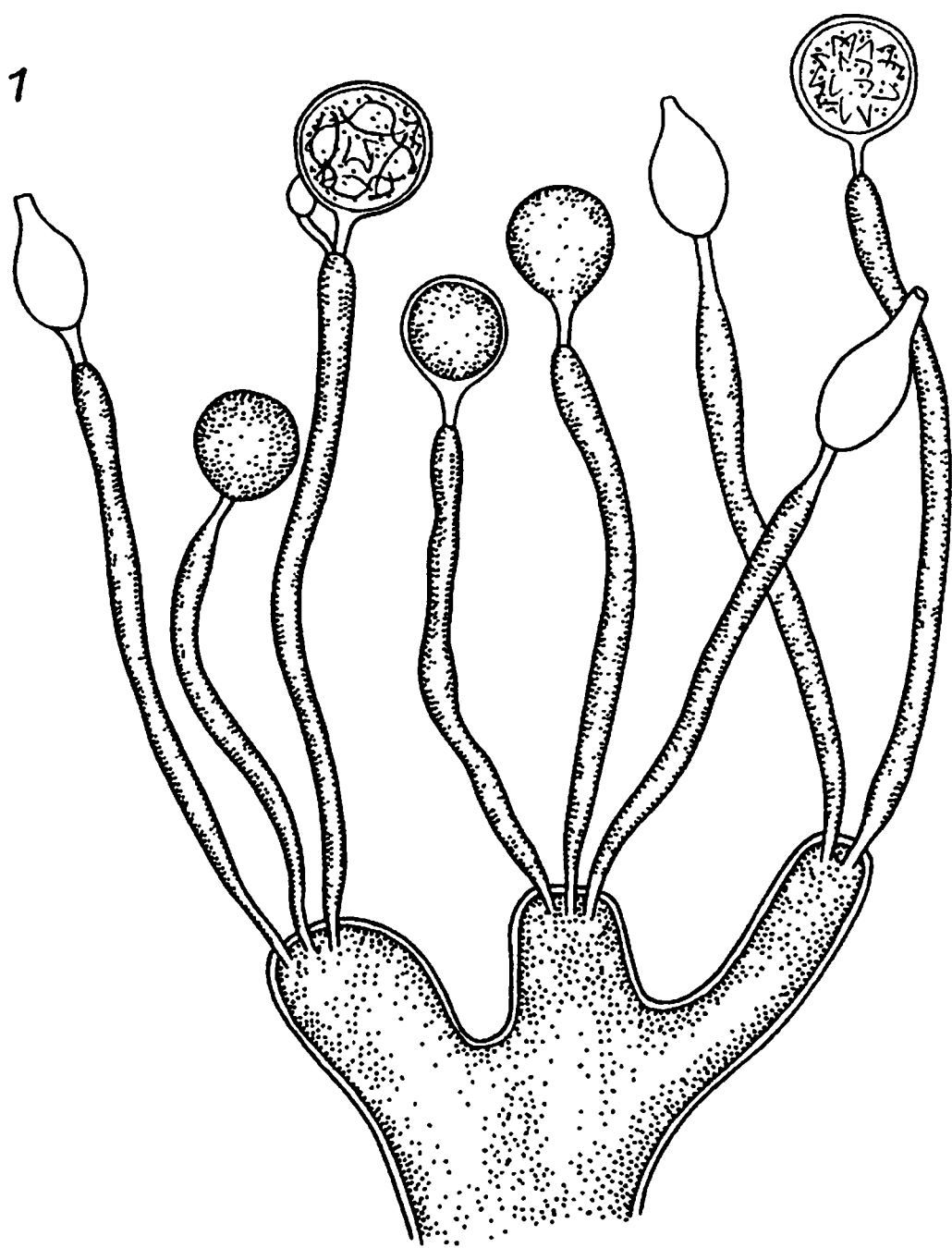


Таблица XXX

1 — *Rhipidium americanum* Thaxter, 2 — *R. interruptum* Cornu.

желтоватой оболочкой, эндогенный слой которой тонкий, а экзогенный — толстый, до 17 мкм и скульптурный. Прорастание ооспор не известно (табл. XXX, 2).

Сапротрофы на растительных остатках (ветви, листья, плоды) в водоемах, озерах, речках, рыбоводческих прудах, чаще в холодные месяцы.

Европ. ч. (Лен.). — Украина, Ср. Азия (Узбекистан). — Европа (Болгария, Великобритания, Германия, Дания, Нидерланды, Польша, Словакия, Франция, Чехия), Азия (Индия, Япония), Сев. Америка (США).

Была изучена цитология ооспорогенеза (Behrens, 1931).

Кроме вышеперечисленных в роде известны виды *R. thaxteri* Minden (1912) и *R. partenosporum* Kanouse (1927).

Род 4. SAPROMYCES Fritsch

Oesterr. bot. Zeitschr. 43 : 420, 1893; *Naegelia* Reinsch, 1878 (non *Naegelia* Rabenhorst, 1844; *Naegelia* Lindley, 1845; *Naegelia* Regel, 1878; *Naegelia* Moritzi, 1946); *Naegeliella* Schroet., 1893 (non *Naegeliella* Correns, 1892).

Таллом представлен цилиндрической базальной клеткой, которая прикреплена к субстрату непосредственно или с помощью слабо развитых ризоидов и более тонкими, чем базальная клетка, „ветвями”, отличающимися меньшим диаметром, на которых формируются органы размножения. Зооспорангии терминальные, располагаются одиночно или мутовкой, булабовидные, цилиндрические, на короткой тонкой ножке. Зооспоры мономорфные, вторичные, покидают зооспорангий через верхушечное выводное отверстие. Оогонии возникают обычно не вблизи зооспорангиев, они грушевидные, с толстой оболочкой, сидящие на тонкой короткой ножке. Антеридии крупные, булабовидные, андрогинные или диклинные, с довольно длинной оплодотворяющей трубкой. Ооспора одиночная, с толстой оболочкой. Известен гетероталлизм.

Сапротрофы на растительных остатках в чистой холодной воде.

Тип рода: *S. elongatus* (Cornu) Coker.

В роде 3 вида. На изучаемой территории известны 2 вида.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

- | | |
|------------------------------------|---------------------------|
| 1. Антеридии андрогинные | 1. <i>S. androgynus</i> . |
| — Антеридии диклинные | 2. <i>S. elongatus</i> . |

1. *Sapromyces androgynus* Thaxter, Bot. Gaz. 21 : 329, 1896.

Икон.: Thaxter, l.c. 1896, tab. 22, fig. 16—19 (iconotyp.); Cejp, Flora CSR, 1. Oomycetes, 1959, obr. 119.

Базальная клетка узкая, 110—250 мкм дл. и 15—25 мкм диам., ветви первого и второго порядка более узкие — 6—16 мкм диам., сегменты до 180 мкм дл., весь таллом от 500 до 2500 мкм дл. Зооспорангии удлинено-яйцевидные, эллипсоидальные, 50—100 × 15—30 мкм на короткой тонкой ножке, располагаются терминально по 2—3 на сегменте. Оогонии терминальные или латеральные на ножке, круглые или широкогру-

шевидные, резко сужающиеся к основанию, 35—50 × 25—30 мкм, с бесцветной гладкой или буроватой, как бы чешуйчатой оболочкой. Антеридий одиночный, андрогинный, антеридиальная ветвь тонкая, часто изогнута, слабо закручена, возникает на вершине того же сегмента, что и оогоний, в непосредственной близости от последнего; антеридиальная клетка длинная, сосисковидная, соприкасается с оогонием в его вершинной части, как бы охватывая ее. Ооспора одиночная, центрическая, шаровидная, 15—25 мкм диам., с толстой бесцветной или желтоватой оболочкой с неровной поверхностью. Прорастание не известно (табл. XXXI, 1).

Сапротрофы на погруженных в воду семенах, плодах, ветвях и шишках, часто на еловых. Сообщалось о новом субстрате — водоросли рода *Spirogyra* (Киргизбаева и др., 1985).

Украина, Кавказ (Грузия), Казахстан, Ср. Азия (Узбекистан). — Европа (Чехия, Словакия), Азия (Индия), Сев. Америка (США), Центр. Америка (Панама), Юж. Америка (Бразилия), Австралия.

Гриб был изучен в чистой культуре (Emerson, 1950). Подробно изучена также ультраструктура зооспор (Gotelli, Hanson, 1987), на основании чего был сделан вывод о филогенетической близости представителей порядков *Leptomitales* и *Saprolegniales* и удаленности от них порядка *Peronosporales* (в частности, видов рода *Phytophthora*).

2. *Sapromyces elongatus* (Cornu) Coker in Coker et Matthews, North Amer. Flora, 2/1 : 62, 1937. — *Rhipidium elongatum* Cornu, 1872; *Naegeliella reinschii* Schroet. 1893; *Sapromyces reinschii* (Schroet.) Fritsch, 1893; *Sapromyces dubius* Fritsch, 1893.

Икон.: Reinsch, l.c. 1878, tab. 15, fig. 1—11; Cejp, Flora ČSR, 1. Oomycetes, 1959, obr. 116.

Базальная клетка 150—250 × 10—20 мкм, вторичные ветви до 15 мкм диам., сегменты 150—250 мкм дл., ризоиды развиты слабо. Зооспорангии булабовидные, удлинено-эллипсоидальные, 35—200 × 20—25 мкм, терминальные, одиночные или несколько в мутовке, каждый на короткой тонкой ножке. Зооспоры мономорфные, вторичные, освобождаются через верхушечное выводное отверстие, иногда возникает тонкостенный везикул, который быстро разрывается. Оогонии грушевидные, 30—35 × 25—45 мкм, на короткой тонкой ножке, возникают терминально на одном с зооспорангиями сегменте или на разных; оболочка оогония имеет характерное, как бы чешуйчатое строение. Антеридии диклинные, 1—2(4) у оогония; антеридиальные ветви иногда разветвленные, изогнутые, закрученные; антеридиальная клетка тесно прилегает к поверхности оогония, хорошо заметен оплодотворяющий канал. Ооспора одиночная, шаровидная, иногда угловатая, 20—30 мкм диам., аплеротическая, эксцентрическая, с толстой, бурой до коричневой оболочкой. Прорастание не известно (табл. XXXI, 2).

Сапротрофы в воде на сосновых шишках и различных плодах.

Европ. ч. (Лен.). — Латвия. — Европа (Великобритания, Германия, Дания, Словакия, Франция, Чехия, Швейцария), Азия (Япония), Сев. Америка (Канада, США), Австралия.

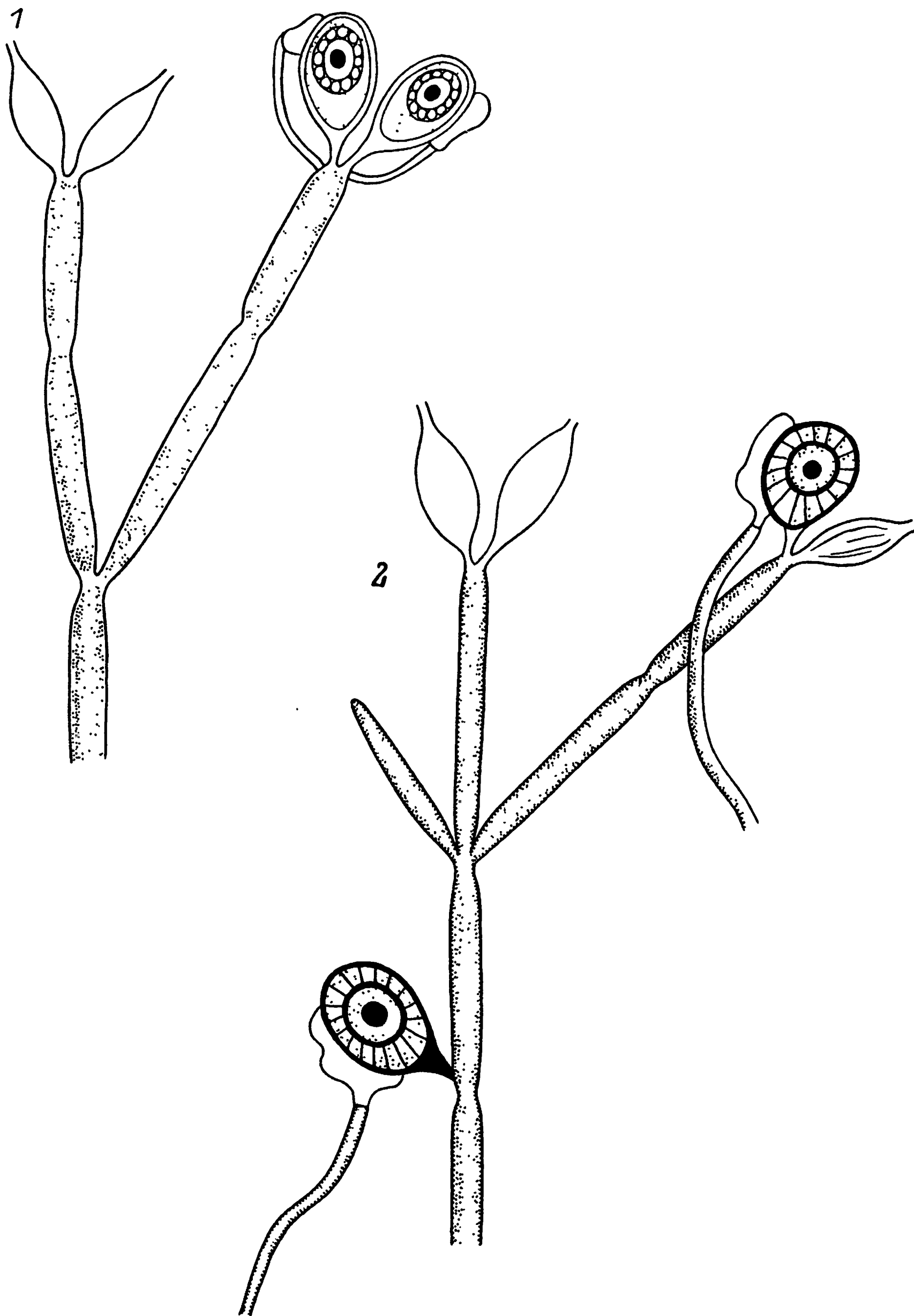


Таблица XXXI

1 — *Sapromyces androgynus* Thaxter; 2 — *S.elongatus* (Cornu) Coker.

На территории бывшего СССР отмечен в Ленинградской обл. как *S. reinschii* А.А. Ячевским в 1913 г.

Изучалось строение клеточной оболочки (Рао, Aronson, 1970), обнаружена целлюлоза и другие глюканы, хитина нет. При изучении полового спороношения у некоторых изолятов был отмечен гетероталлизм (Weston, 1938; Bishop, 1940).

Еще известен вид *S. indicus* Iyengar, Ramakrishnan, Subramanian (1955), найденный на отмерших, опавших на землю листьях в Индии.

В сем. *Rhipidiaceae* еще включены монотипные роды *Aqualinderella* с видом *A. fermentas* Emerson et Weston (1967) и *Nellymyces* с видом *N. megaceros* Batko (1971), которые не обнаружены на изучаемой территории.

Имеются работы, довольно подробно освещающие морфологические, биологические и эколого-физиологические особенности оомицетов этого семейства (Dick, 1964b, 1986; Emerson, Weston, 1967; Emerson, Held, 1969; Held, 1970; Held, Emerson, 1970; Bertke, Aronson, 1980; Longcore et al., 1987).

Порядок 3. LAGENIDIALES

Таллом микроскопический, голокарпический, эндобиотический, простой, одноклеточный, иногда септированный с мицелиальными выростами, образующий один или несколько репродуктивных органов. В оболочке таллома имеется целлюлоза. Содержимое вегетативного тела включает неправильной формы, преломляющие свет гранулы и рассеянные капли масла, при созревании сильно вакуолизируется. Зооспорангии образуют одну или несколько выводных трубок. Зооспоры диморфные или мономорфные, в последнем случае, как правило, вторичные; образуются внутри зооспорангия или вне его, в везикуле. Покрывающиеся споры образуются бесполым путем, инцистированием таллома или части его, а также половым — после конъюгации частей таллома или по типу оогамии, когда формируются оогонии и антеридии. Периплазма чаще отсутствует.

Паразиты пресноводных и морских водорослей, других оомицетов, микроскопических водных животных, известны на корнях злаков.

Порядок включает 3 семейства.

Некоторые исследователи (Batko, 1975) в порядок *Lagenidiales* включают семейство *Protascaceae* с монотипным родом *Protascus* и видом *P. subuliformis* Dangeard (1903). Отсутствие четкой характеристики зооспор гриба не позволяет достоверно определить его систематическое положение, хотя есть предположение (Barron, 1977), что он должен относиться к роду *Myzocytiium*.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ СЕМЕЙСТВ

1. Зооспоры формируются внутри зооспорангия 2.
- Зооспоры формируются или заканчивают свое формирование в тонкостенном пузыре, возникающем на конце выводной трубки (по

1. Таллом несептированный, образует одиночный зооспорангий или типу р. *Pythium*) 1. **Lagenidiaceae**.
2. Таллом всегда одноклеточный, инфекционная трубка, как правило, исчезающая, покоящиеся споры лежат свободно в клетке хозяина 2. **Olpidiopsidaceae**.
- Таллом чаще многоклеточный, инфекционная трубка, как правило, сохраняется, покоящиеся споры расположены в гаметангии 3. **Sirolpidiaceae**.

Семейство 1. **LAGENIDIACEAE** Schroet.

Nat. Pflanzenfam. 1(1) : 89, 1893.

Таллом эндобиотический, голокарпический, одно- или многоклеточный, разветвленный или нет, располагается в одной клетке хозяина или заполняет несколько близлежащих; протоплазматическое содержимое таллома блестящее с жировыми включениями неправильной формы; оболочка клеток всегда дает реакцию на целлюлозу. Инфекционная трубка имеется. Зооспорообразование по типу рода *Pythium*, реже по сапролегниоидному. Зооспоры моно- и диморфные. Половое спороношение представлено внешне не дифференцированными вегетативными клетками или реже специализированными — оогониями и антеридиями, при оплодотворении иногда имеется оплодотворяющая трубка; периплазма отсутствует. Ооспора в оогонии чаще одиночная, плеротическая, толстостенная, с крупной, преломляющей свет глобулой. Если ооспоры образуются в гифе или ее сегменте, тогда их, как правило, несколько.

Паразиты пресноводных водорослей, оомицетов, печеночников, простейших позвоночных, яиц краба, а также корней злаков, сапротрофы в морской воде.

Тип семейства: *Lagenidium* Schenk.

В семействе 4 рода. На изучаемой территории известны 3 рода.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ

1. Сапротрофы в морской воде 1. **Lagenidicopsis**.
- Паразиты организмов, обитающих в пресных водоемах 2.
2. Таллом неразветвленный, расположен в одной клетке хозяина; антеридиальная клетка выражена слабо 3. **Myzocythium**.
- Таллом неразветвленный или разветвленный, расположен в одной или нескольких клетках хозяина; антеридиальная клетка обычно выражена хорошо 2. **Lagenidium**.

Род 1. **LAGENIDICOPSIS** Artemtchuk

Veröff. Inst. Meeresf. Bremerh. 13 : 235, 1972.

Таллом моноцентрический, несептированный, эндобиотический. Зооспорангии округлые, овальные или широкоэллипсоидальные, с единственной неразветвленной выводной трубкой. Зооспоры почковид-

ные, с двумя боковыми жгутиками, образуются внутри тонкостенного пузыря на вершине выводной трубки; перед выходом зооспоры активно двигаются внутри везикула.

Сапротрофы в морской воде.

Род монотипный.

1. *Lagenidicopsis arctica* Artemtchuk, Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh. 13 : 235, 1972.

Икон.: Артемчук, Микол. и фитопатол. 1974, 8, 4 : 290, рис. 5.

Таллом моноцентрический, эндобиотический. Зооспорангии округлые, овальные до широкоэллипсоидальных, у основания до 15 мкм диам., с одной неразветвленной выводной трубкой 15—20 мкм дл. Зооспоры почковидные, 5—7 мкм дл. с двумя боковыми жгутиками, по 8—26 в зооспорангии. Зооспоры формируются в тонкостенном пузыре на вершине выводной трубки в течение 30 с от начала перетекания туда плазмы. Других репродуктивных органов не обнаружено.

Сапротрофы в морской воде.

Европ.ч. (Белое море).

Род 2. LAGENIDIUM Schenk

Verhandl. Phys.-Med. Gesell. Wurzburg, 9 : 27, 1858; *Reticularia* Dangeard, 1890—1891.

Таллом эндобиотический, голокарпический, в виде вытянутой или мешковидной клетки, возможно, разветвленной, но без перетяжек, расположенной в одной или нескольких клетках хозяина. Зооспорангий вычленяется перегородками из части таллома. Зооспоры формируются в зооспорангии или в тонкостенном пузыре, образующемся на вершине выводной трубки. Зооспоры почковидные, широковеретеновидные или в виде виноградин с двумя, как правило, боковыми жгутиками. Оогонии и антеридии формируются отчленяясь перегородками из части таллома, причем если антеридиальные клетки остаются цилиндрическими, то оогониальные могут расширяться, принимая округлую форму. Зооспоры шаровидные, от 1 до нескольких, с толстой оболочкой. У отдельных видов встречаются покоящиеся споры, сформированные просто в части таллома или его ограниченном сегменте.

Паразиты пресноводных водорослей, оомицетов, простейших, микроскопических животных. Найден на пыльце злаков и хвойных растений, попавших в воду, на морских рачках и крабах. Сапротрофы на растительных и животных остатках в воде и почве.

Тип рода: *L. rabenhorstii* Zopf.

В роде около 40 видов. На изучаемой территории известно 5 видов.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. Таллом несептированный, образует одиночный зооспорангий или гаметангий. Развивается в гифах оомицета р. *Pythium* . . 4. *L. pythii*.

- Таллом септированный, перегородки появляются, когда формируются зооспорангии, оогонии и антеридии 2.
- 2. На пыльце хвойных 3. *L. pygmaeum*.
- Хозяин другой 3.
- 3. В зигоспорах водорослей, преимущественно р. *Spirogyra* 1. *L. entophytum*.
- В вегетативных клетках зеленых водорослей 4.
- 4. Оболочка ооспоры гладкая 5. *L. rabenhorstii*.
- Оболочка ооспоры с пузыревидными вздутиями . . 2. *L. papillosum*.

1. *Lagenidium entophytum* (Pringsh.) Zopf, Nova Acta Acad. Leop.-Carol. 47: 154, 1884. — *Pythium entophytum* Pringsh., 1858; *Myzocyttium entophytum* (Pringsh.) Cornu, 1872; *Lagenidium americanum* Atkinson, 1909.

Икон.: Pringsheim, Jahrb. wiss. Bot. 1858, 1, tab. 21, fig. 1 (iconotyp.); Zopf, l.c. 1884, 47, tab. 13, fig. 10—18, tab. 14, fig. 1—5.

Таллом состоит из неправильных коротких толстых сегментов, которые в свою очередь дают начало коралловидным или кистевидным ответвлениям. В одной зигоспоре хозяина может быть несколько отдельных талломов паразита. Зооспорангии различной формы и размера, отделены сильно преломляющими свет поперечными перегородками; выводная трубка одна, расширяющаяся под оболочкой зигоспоры, а затем, как бы снова сужаясь, пронизывает ее, выступая на 7—20 мкм над поверхностью клетки водоросли. Зооспоры бобовидные, почковидные, 5—7 × 4—6 мкм, с двумя боковыми жгутиками, формируются у выхода выводной трубки, возможно в пузыре. Оогонии по форме напоминают зооспорангии, до 12 мкм диам., иногда лопастные. Антеридии отсутствуют. Ооспора одиночная, округлая, до 10 мкм диам., с толстой, желтоватой, слегка неровной, двуслойной оболочкой. Прорастание ооспор не известно (табл. XXXII, 1).

Паразиты в зигоспорах водорослей родов *Spirogyra*, *Euastrum*, *Micrasterias*.

Европ. ч. (Лен.). — Кавказ (Азербайджан). — Европа (Бельгия, Великобритания, Венгрия, Германия, Польша, Словакия, Франция, Чехия), Азия (Индия, Китай), Сев. Америка (США), Центр. Америка (Куба).

2. *Lagenidium papillosum* Cocconi, R. Accad. Sci. Istituto Bologna, Mem. Ser. V, 4: 362, 1894.

Икон.: Cocconi, l.c. 1894, fig. 1—3 (iconotyp.).

Таллом подобен таллону *L. rabenhorstii*. Зооспорангии невыраженные, зооспоры двужгутиковые, жгутики прикреплены апикально. Оогонии вздуто-округлые, яйцевидные, 15—16 мкм диам., иногда неправильной формы, интеркалярные, реже терминальные. Антеридии по одному у оогония, цилиндрические, чаще также интеркалярные. Ооспора аплеротическая, центрическая, 11.5—14 мкм диам., с утолщенной двуслойной оболочкой: внутренний слой гладкий, наружный — густопузырчатый.

Паразиты вегетативных клеток водорослей рода *Spirogyra*.

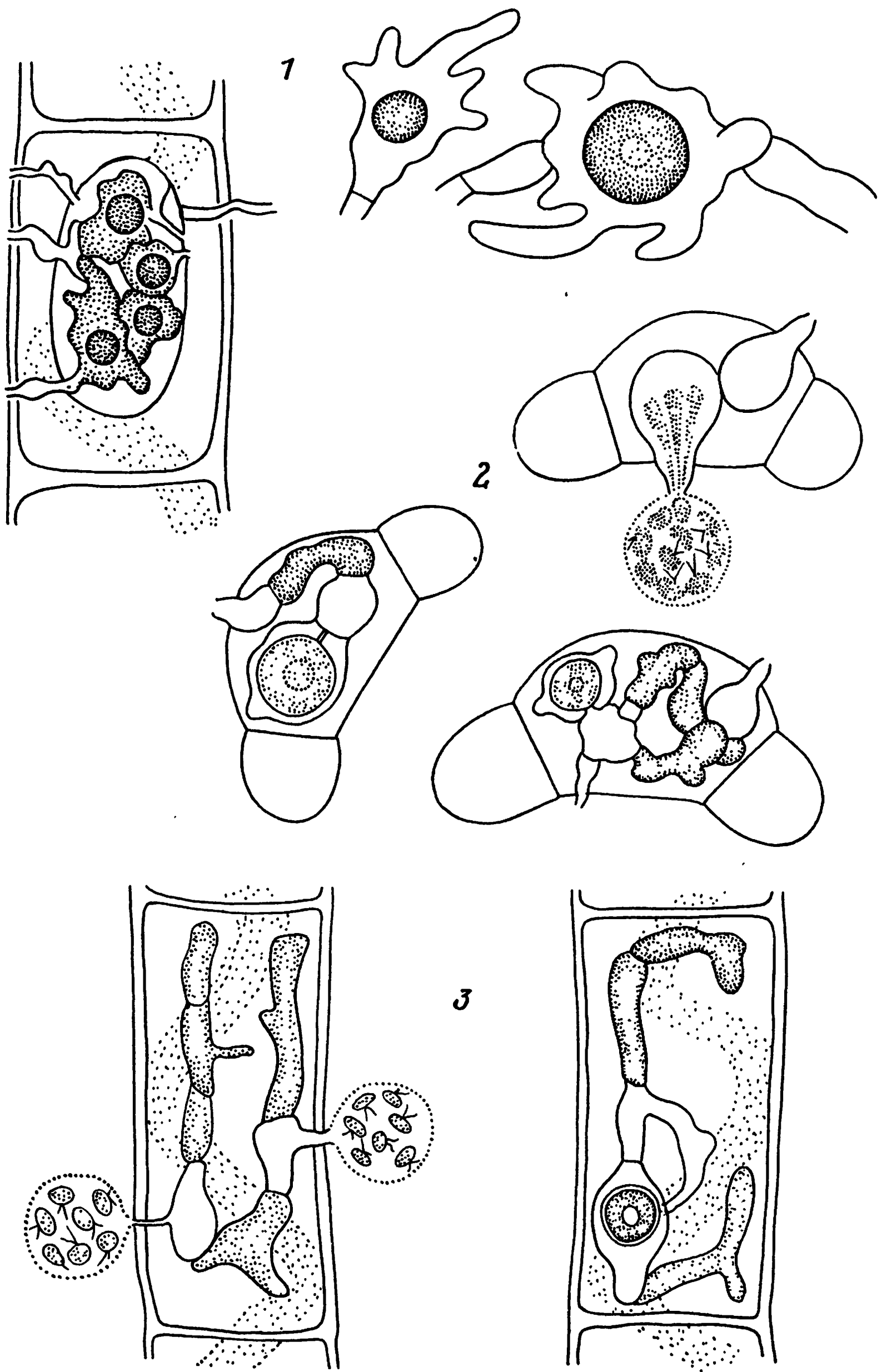


Таблица XXXII

1 — *Lagenidium entophytum* (Pringsh.) Zopf в зиготах *Spirogyra*;
 2 — *L. pygmaeum* Zopf на пыльце сосны; 3 — *L. rabenhorstii* Zopf в нитях *Spirogyra*.

Кавказ (Азербайджан). — Европа (Италия).

Гриб известен по двум находкам: автором, описавшим вид, — в Италии и Н.В. Воронихиным — на Кавказе. Некоторые микологи, в частности Цейп (Cejr, 1959), склонны считать *L. papillosum* синонимом *L. rabenhorstii*, но указание на густопузырчатый наружный слой оболочки ооспоры позволяет предположить существование самостоятельного вида.

3. *Lagenidium pygmaeum* Zopf, Abh. naturf. Gesell. Halle, 17 : 96, 1887; *Rhizophidium ramosum* Serbinov, 1899.

Икон.: Zopf, l.c. 1887, 17, tab. 1, fig. 29—31, tab. 2, fig. 1—12 (iconotyp.).

Таллом трубчатый, искривленный, с неправильными долями или яйцевидный, эллипсоидальный, чаще одиночный, но иногда от 2 до 4 в клетке хозяина. Зооспорангий одиночный с короткой широкой выводной трубкой. Зооспоры широковеретеновидные, с двумя боковыми жгутиками, цисты 6—8 мкм диам., зооспоры начинают формироваться в зооспорангии и окончательно образуются в пузыре. Оогоний и антеридий представляют 2 соседних сегмента: оогониальный — вздутый, антеридиальный продуцирует оплодотворяющую трубку. Оболочка оогония иногда с выростами. Ооспора одиночная, округлая, 18—29 мкм диам., с гладкой двуслойной оболочкой, содержит одну центральную крупную глобулу. Прорастание ооспор не известно (табл. XXXII, 2).

Паразиты пыльцы хвойных из рода *Pinus*. Цейп (Cejr, 1959) сообщает, что гриб может развиваться сапротрофно на различных растительных субстратах в воде.

Европ. ч. (Лен.). — Кавказ (Грузия). — Европа (Бельгия, Германия, Дания, Словакия, Чехия, Швейцария), Центр. Америка (Куба), Сев. Америка (США), Африка (Египет), Австралия (Новая Зеландия).

4. *Lagenidium pythii* Whiffen, J. Elisha Mitchell Sci. Soc. 62 : 54, 1946.

Икон.: Whiffen, l.c. 1946, pl. 7, fig. 6—14 (iconotyp.).

Таллом внутриклеточный, деформирует, раздувает гифу хозяина. Зооспорангий, в который превращается весь таллом, бесцветный, гладкостенный, округлый, грушевидный, 16—25 мкм в поперечнике самой широкой части. Зооспоры формируются внутри зооспорангия, они яйцевидные, 2.1—2.8 × 3.5—4.2 мкм, инцистируются на поверхности гифы хозяина. Оогоний шаровидный, яйцевидный, с гладкой оболочкой, 12—23 мкм диам. Антеридий такой же формы, но мельче, 8—13 мкм диам. Ооспора округлая, с гладкой оболочкой, 7—15 мкм диам., прорастает с образованием зооспорангия.

Паразиты в гифах *Pythium* sp.

Европ.ч. (р. Волга). — Центр. Америка (Куба).

Вид близок морфологически к роду *Olpidiopsis*; автор вида считает, что он может рассматриваться как переходная форма между родами *Olpidiopsis* и *Lagenidium*.

5. *Lagenidium rabenhorstii* Zopf, Sitzungsber. Bot. Vereins Prov. Brandenburg, 20 : 77, 1878.

Икон.: Zopf, Nova Acta Acad. Leop.-Carol. 1884, 47, tab. 1, fig. 1—28, tab. 13, fig. 1—9 (iconotyp.).

Таллом нитевидный, с неправильными булавовидными ответвлениями, 2.5—8 мкм диам., располагается в пределах одной клетки хозяина. Зооспорангий неправильной формы с короткой узкой выводной трубкой, 5—20 мкм дл. и 2—3 мкм шир., почти не выступающей за пределы клетки хозяина; на одном талломе может формироваться до 10 зооспорангиев. Зооспоры почковидные, 8.5×6 мкм, с двумя боковыми жгутиками, формируются в пузыре. Оогонии, антеридии подобны таковым у *L. papillosum*. Ооспоры округлые, с гладкой двойной оболочкой, 10.4—20 мкм диам., с одной крупной, как правило, центральной глобулой. Ооспора прорастает с образованием зооспор (табл. XXXII, 3).

Паразиты в вегетативных клетках водорослей родов *Spirogyra*, *Mougeotia*, *Zygnema*, *Oedogonium*.

Европ. ч. (Лен.). — Украина. — Европа (Великобритания, Венгрия, Германия, Румыния, Словакия, Франция, Чехия), Азия (Китай), Сев. Америка (Канада, США), Австралия (Новая Зеландия).

И.Л. Сербинов (1925) описал вид *Lagenidium sacculoides* Serbinov, найденный в клетках *Closterium rolfii* var. *hybridum* Rabenh. в районе г. Уфы: „Вегетативное тело в виде мицелия, короткое, мешковидное или цилиндрическое, 3.5—7.6 мкм. Зооспорангии образуются из отдельных участков вегетативного тела, вслед за разделением его поперечными перегородками, и снабжены коротким выводным каналцем, из которого наружу выступает протоплазматическая масса в виде пузыря, где происходит образование шаровидных зооспор, диаметр которых до 3.5 мкм. Зигоспоры образуются при слиянии содержимого двух соседних клеток, располагаясь между ними, округлые, 13 мкм диам., или удлиненные, 1.5×7.6 мкм, шиповатые”. Как видим, описание половой стадии не соответствует оомицетам, гриб, вероятно, мог бы относиться к зигомицетам, но упоминание в диагнозе наличия зооспор, хотя и без характеристики их жгутиков, делает неясным систематическое положение этого вида.

Кроме вышеперечисленных известны виды: *L. gracile* Zopf (1884) в водорослях р. *Spirogyra*; *L. enecans* Zopf (1884) в водорослях родов *Pinnularia*, *Cocconema*, *Navicula* и др.; *L. closterii* de Wildeman (1895) в водорослях р. *Closterium*; *L. intermedium* de Wildeman (1895) в водорослях родов *Closterium*, *Pleurotaenium*; *L. marchalianum* de Wildeman (1897) в водорослях р. *Oedogonium*; *L. oedogonii* Scherffel (1902) в водорослях р. *Oedogonium*; *L. callinectes* Couch (1924) в морских крабах р. *Callinectes*; *L. brachystomium* Scherffel (1925) в водорослях родов *Cymbella*, *Synedra*, *Nitschia*, *Gomphonema*; *L. cyclotellae* Scherffel (1925) в *Cyclotella kutzengiana*; *L. giganteum* Couch (1935) в личинках комаров; *L. oophilum* Sparrow (1939) в яйцах и эмбрионах ротифер; *L. reductum* (de Wildeman) Karling (1942) = *Lagenidiopsis reducta* de Wildeman (1897) в оогониях

оомицетов; *L. distylae* Karling (1944) в яйцах *Distyla* sp.; *L. partenosporum* Karling (1944) в яйцах и теле *Distyla* sp., *Philodina* sp., *Chaetonotus latus*, *Heterodera* sp., сапротроф в почве; *L. humanum* Karling (1947) — сапротроф в почве; *L. nodosum* (Dangeard) Ingold (1949) в теле *Lyngbia* sp. и *L. aestuaria*; *L. destruens* Sparrow (1950) в гифах оомицета р. *Achlya*, сапротроф в почве; *L. chthamalophilum* Johnson (1958) в яйцах *Chthamalus fragilis* и *Balanus amphitrite*; *L. netrii* Miller (1965) в водорослях *Netrium* sp.; *L. podbielkowskii* Batko (1973) в клетках *Micrasterias denticulata*; *L. caudata* Barron (1976) в теле *Rhabditis*; *L. scyllae* Bian, Hatai, Po et Egusa (1979) в яйцах *Scylla serrata*; *L. myophilum* Hatai (1988) в теле креветки *Pandalus borealis*; *L. oviparasiticum* Barron (1989) в яйцах ротифер р. *Adineta*; *L. astrum* Dasgupta et R. John, *L. clavatum* Dasgupta et R. John, *L. coenocyticum* Dasgupta et R. John, *L. contortum* Dasgupta et R. John, *L. cylindricum* Dasgupta et R. John, *L. entosphaericum* Dasgupta et R. John, *L. obovatum* Dasgupta et John, *L. pyriforme* Dasgupta et R. John, *L. tortum* Dasgupta et R. John (1988(1990)) в нитях и зиготах *Spirogyra*. В работе Сперроу (Sparrow, 1960) приводятся сомнительные виды: *L. zopfii* de Wildeman (1889—1890) в нитях водоросли р. *Oedogonium*; *L. ellipticum* de Wildeman (1893) в ризоидах мхов; *L. syncytiorum* Klebahn (1892) в нитях водоросли *Oedogonium boscii*.

Род 3. MYZOCYTIUM Schenk

Über das Vorkommen contractiler Zellen im Pflanzenreiche. Würzburg : 10, 1858.

Таллом эндобиотический, голокарпический, неразветвленный, членистый, состоит из четковидно соединенных, эллиптических или яйцевидных клеток, как бы разделенных перетяжками. Зооспорангии развиваются из таких клеток. Зооспоры формируются внутри зооспорангия и покидают его через одиночную выводную трубку, верхняя часть которой находится вне клетки хозяина и заканчивается тонкостенным пузырем. Оогонии и антеридии часто одинаковые по форме и размерам, имеется оплодотворяющая трубка. Ооспора одиночная, с толстой, гладкой или сетчатой, бесцветной оболочкой и эксцентрично расположенной каплей масла.

Паразиты водорослей и микроскопических животных, преимущественно пресноводных.

Тип рода: *M. proliferum* Schenk.

В роде 16 видов. На изучаемой территории известны 2 вида.

Некоторые исследователи (Karling, 1942; Ссјр, 1959) считают, что двухклетные формы рода *Bicricium* Sorokin (1983) относятся к роду *Myzocytiium*, хотя автор, описывая род *Bicricium*, поместил его среди *Chytridiales*.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

- | | |
|-----------------------|---------------------------|
| 1. Паразит водорослей | 1. <i>M. proliferum</i> . |
| — Паразит нематод | 2. <i>M. vermicolum</i> . |

1. *Myzocytiium proliferum* Schenk, Über das Vorkommen contractiler Zellen im Pflanzenreiche, Würzburg : 10, 1858; *Pythium proliferum* (Schenk)

Schenk, 1859; *P. globosum* (Schenk) Schenk, 1859; *Lagenidium globosum* (Schenk) Lindstedt, 1872; *Myzocyttium globosum* (Schenk) Cornu, 1872; ? *Bicricium transversum* Sorokin, 1883; ? *B. naso* Sorokin, 1883.

Икон.: Schenk, Verh. phys.-med. Ges. Würzburg, 1859, 9, tab. 1, fig. 30—41, 42—47 (iconotyp.).

Таллом состоит из 2—20 и более широковеретеновидных, широкоэллипсоидальных клеток, расположенных цепочкой. Зооспорангии формируются из таких отдельных клеток, они вздутые, веретеновидные, эллипсоидальные, 15—26 мкм дл., 13—16 мкм шир. или округлые 15—25 мкм диам., с короткой, едва выступающей из клетки хозяина выводной трубкой 2—3 мкм диам., на конце которой возникает тонкостенный пузырь, где происходит окончательное созревание зооспор. Зооспоры яйцевидные, бобовидные, 5.5—10 мкм дл., 3.5—6.0 мкм шир., от 4 до 20 в одном пузыре. Оогонии и антеридии эллипсоидальные или веретеновидные, одинаковые по размеру и форме. Ооспора 15—20 мкм диам. Прорастание ооспор не известно.

Паразиты водорослей родов *Closterium*, *Cosmarium*, *Arthrodesmus*, *Zyg-nema*, *Mougeotia*, *Mesocarpus*, *Pleurotaenium*, *Spirogyra*, *Cladophora*, *Oedo-gonium*.

Европ. ч. (Лен.). — Украина, Кавказ (Грузия, Азербайджан), Ср. Азия (Туркмения). — Европа (Бельгия, Венгрия, Германия, Дания, Словакия, Франция, Чехия), Азия (Индия, Япония), Сев. Америка (США), Центр. Америка (Куба), Австралия (Новая Зеландия).

2. *Myzocyttium vermicolum* (Zopf) Fischer, Rabenhorst's Kryp.-Fl. 1(4) : 75, 1892. — *M. proliferum* Schenk var. *vermicolum* Zopf, 1884; ? *Bicricium lethale* Sorokin, 1889; *Myzocyttium lethale* (Sorokin) Cejpr, 1959.

Икон.: Zopf, Nova Acta Acad. Leop.-Carol. 1884, 47, pl. 14, fig. 35—37 (iconotyp.); Sorokin, Rev. mycol. 1889, 11, pl. 78, fig. 72—74.

Таллом состоит из нескольких широкогрушевидных или округлых клеток, расположенных цепочкой. Зооспорангий формируется из таких же клеток, до 10 и более в теле хозяина. У зооспорангия нередко 2 выводных трубки. Зооспоры образуются чаще в пузыре на конце выводной трубки, но могут формироваться непосредственно в зооспорангии. Оогонии шаровидные, грушевидные или эллипсоидальные. Антеридии мельче оогониев, удлиненные, овально-цилиндрические. Ооспора шаровидная или эллипсоидальная, с гладкой, иногда сетчатой оболочкой. Ооспоры прорастают с образованием зооспорангиев и зооспор.

Паразиты нематод. На изучаемой территории найден на утрице (*An-guillula*).

Европ. ч. (Лен.). — Европа (Болгария, Германия, Франция), Азия (Китай).

Рассматривалась таксономия нематофаговых видов р. *Myzocyttium* (Barron, 1977).

Известны еще виды *Myzocyttium*, поражающие водоросли: *M. lineare* Cornu (1872), *M. megastomum* de Wildeman (1893), *M. irregulare* Petersen (1910); коловраток: *M. zoophthorum* Sparrow (1936), *M. microsporum* (Kar-

ling) Sparrow (1960), *M. rotiferum* Dasgupta et R. John (1988(1990)); нематоды: *M. indicum* Singh (1973), *M. humicola* Barron et Percy (1975), *M. papillatum* Barron (1976), *M. glutinosporum* Barron (1976), *M. anomalum* Barron (1976), *M. intermedium* Barron (1976), *M. lenticulare* Barron (1976), *M. subuliforme* (Dangeard) Barron (1977) = *Protascus subuliformis* Dangeard (1906). Вид *M. intermedium*, по мнению его автора, является связующим звеном между родами *Myzocytiium* и *Lagenidium*.

Недавно был описан *Myzocytiium anomalum* Dasgupta et R. John (1988 (1990)), поражающий водоросли *Closterium*. Однако гомологичный эпитет уже существует для другого вида этого рода, описанного ранее.

К сем. *Lagenidiaceae* относится монотипный род *Lagena* с видом *L. radicicola* Vanterpool et Ledingham (1930) = *Lagenocystis radicicola* (Vanterpool et Ledingham) Copeland (1956), паразитирующий на корнях высших растений родов *Triticum*, *Hordeum*, *Elytrigia*, *Secalis*, *Zea mays* и некоторых других в Канаде.

Семейство 2. OLPIDIOPSIDACEAE Sparrow

Mycologia, 34 : 116, 1942.

Таллом эндобиотический, голокарпический, без специализированных вегетативных структур, иногда имеется стадия плазмоамебоидная, которая скоро покрывается оболочкой, почти всегда дающей реакцию на целлюлозу. Зооспорангии одиночные или реже в цепочке из нескольких. Зооспоры моно- и диморфные, формируются в зооспорангии. Зооспоры освобождаются при разрыве стенки зооспорангия или через одну-несколько выводных трубок. Покоящиеся споры эндобиотические, толстостенные, образуются неполовым путем из части таллома или после конъюгации „восприимчивой” части таллома с одним или несколькими мелкими „привлеченными” частями таллома; оплодотворяющая трубка может развиваться, но может и отсутствовать. При прорастании покоящихся спор формируются зооспоры.

Паразиты водорослей и водных грибов, а также сапротрофы на растительных и животных остатках в воде.

Тип семейства: *Olpidiopsis* Cornu.

В семействе 4 рода. На изучаемой территории известны 3 рода.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ

- 1. Таллом полностью заполняет клетку хозяина 3. *Rozellopsis*.
— Таллом свободно лежит в клетке хозяина 2.
- 2. Покоящиеся споры имеются 1. *Olpidiopsis*.
— Покоящиеся споры не встречаются 3.
- 3. Зооспорангии неправильно лопастные, дольчатые или трубчатые 2. *Petersenia*.
— Зооспорангии округлые, эллипсоидальные, яйцевидные
. *Pseudolpidium*.

Ann. Sci. Nat. Bot. Paris, 5, 15 : 114, 1872; *Olpidiopsis* (Cornu) Fischer, 1882; *Pleocystidium* Fisch, 1884; *Diplophysa* Schroeter, 1885; *Pseudolpidium* Fischer, 1892, p.p.; *Pleotrachelus* Zopf sect. Integri Petersen, 1905; *Bicilium* Petersen, 1909; *Pseudolpidiopsis* Minden, 1911.

Таллом эндобиотический, голокарпический. Зооспорангии одиночные или многочисленные в клетке хозяина, округлые, эллипсоидальные, грушевидные, никогда не бывают лопастными, расположены в терминальной, реже интеркалярной части клетки хозяина, которая, как правило, вздувается. Оболочка зооспорангия тонкая, бесцветная, чаще гладкая. Зооспоры овальные или бобовидные, двужгутиковые, освобождаются из зооспорангия через одну или несколько выводных трубок. Дипланетизм выражен нечетко. Оогонии и антеридии не отмечены. Покоящаяся спора округлая, эллипсоидальная, с утолщенной, часто двуслойной или шиповатой оболочкой желтоватого или бурого цвета, может иметь сопутствующую клетку. Прорастает спора с образованием зооспор.

Большинство видов приурочено к водоемам с пресной водой, но есть виды (например, *O. feldmanii* Aleem, *O. globosa* Anastasiou et Churchland), отмеченные в морской среде обитания. В качестве организма-хозяина кроме оомицетов, на которых обнаружено подавляющее большинство видов этого рода, известны водоросли, печеночники, простейшие, рачки.

Тип рода: *O. saprolegniae* (Braun) Cornu.

В роде описано более 45 видов. К этому же роду некоторые исследователи относят всех представителей родов *Pseudolpidium* Fischer (Shanor, 1939; McLarty, 1941a; Наумов, 1954) и *Pseudolpidiopsis* Minden (Sparrow, 1960) или только часть видов *Pseudolpidium* (Cejr, 1959; Sparrow, 1960), а другую часть выделяют в род *Pseudolpidiella* Cejr (Cejr, 1959) или оставляют в пределах самого рода (Sparrow, 1960). Нет единого мнения относительно некоторых видов рода *Olpidiopsis*. Так, например, различны взгляды авторов (Наумов, 1954; Cejr, 1959; Sparrow, 1960, и др.) на самостоятельность видов *O. achlyae* McLarty, *O. fusiformis* Cornu, *O. index* Cornu, *O. major* Maurizio, *O. oedogoniarum* (de Wildeman) Scherffel, *O. verrucosa* Johnson, *O. vexans* Barrett и некоторых других.

На изучаемой территории известно 12 видов.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

- | | |
|---|-----------------------------|
| 1. Обитает в водоемах с пресной водой | 2. |
| — Обитает в водоемах с морской водой | 2. <i>O. andreei</i> . |
| 2. Паразитирует на водорослях | 3. |
| — Паразитирует на оомицетах | 4. |
| 3. Паразитирует на <i>Oedogonium</i> | 8. <i>O. oedogoniarum</i> . |
| — Паразитирует на водорослях-конъюгатах | 11. <i>O. schenkiana</i> . |
| 4. Паразитирует на видах <i>Pythium</i> | 5. |
| — Паразитирует на других оомицетах | 6. |
| 5. Сопутствующие клетки отсутствуют | 9. <i>O. pythii</i> . |

- Сопутствующие клетки по 1—3 у каждой покоящейся споры 7. *O. indica*.
- 6. Паразитирует на видах *Aphanomyces* 3. *O. aphanomyces*.
- Паразитирует на других оомицетах 7.
- 7. Паразитирует только на видах *Achlya* 8.
- Паразитирует на видах *Achlya* и *Saprolegnia* 9.
- 8. Покоящаяся спора густошиповатая. Сопутствующая клетка шиповатая. 12. *O. varians*.
- Покоящаяся спора с бородавчатыми выступами, волосовидными фибриллами или пильчатым краем. Сопутствующая клетка гладкая 1. *O. achlyae*.
- 9. Сопутствующие клетки имеются 10.
- Сопутствующие клетки отсутствуют 6. *O. index*.
- 10. Покоящиеся споры бугорчатые или с толстыми шипами . . . 11.
- Покоящиеся споры гладкие или густошиповатые 10. *O. saprolegniae*.
- 11. Покоящиеся споры с выростами, бородавками, но не с шипами 5. *O. incrassata*.
- Покоящиеся споры покрыты толстошиловидными шипами, образующими сложную сетку у основания 4. *O. fusiformis*.

1. *Olpidiopsis achlyae* McLarty, Bull. Torrey Bot. Club, 68 : 62, 1941.

Икон.: McLarty, l.c. 1941, fig. 1—26 (iconotyp.).

Зооспорангии одиночные или многочисленные, обычно локализованы в терминальных или интеркалярных вздутых частях гиф хозяина, округлые, овальные, эллипсоидально-вытянутые, вариабельны в размерах, $115\text{—}660 \times 13\text{—}115$ мкм, с одной или несколькими выводными трубками, которые могут выступать далеко за пределы клетки хозяина; зооспорангии светло-бурые, с гладкой оболочкой или покрыты тонкими, реже толстыми щетинками. Зооспоры 5×4 (4×3) мкм. Покоящиеся споры округлые, бурые (23)40—50(120) мкм диам., с одной крупной или несколькими мелкими преломляющими свет глобулами. Оболочка состоит из двух слоев: внутреннего — гладкого, 1.0—1.5 мкм толщ. и наружного 10—11.5 мкм толщ., с бородавчатыми выступами, с маленькими или большими, узкими или широкими в основании шипами, волосовидными фибриллами или с пильчатым, реже волнистым краем. Сопутствующие клетки могут отсутствовать, а если имеются, то по 1—3 у покоящейся споры, округлые, тонкостенные, гладкие. Покоящиеся споры прорастают с образованием зооспор.

Паразиты видов *Achlya*.

Европ. ч. (Карелия, Лен.). — Европа (Швеция), Азия (Индия), Сев. Америка (Канада, США), Центр. Америка (Тобаго), Австралия (Новая Зеландия).

В диагнозе (McLarty, 1941b) говорится о том, что гладкая оболочка зооспорангия и гладкий внутренний слой покоящейся споры содержат целлюлозу, а щетинки зооспорангия и шипы покоящейся споры не содержат.

2. *Olpidiopsis andreei* (Lagerheim) Karling, Simple holocarpic biflagellate phycomycetes : 51, 1942. — *Pleotrachelus andreei* Lagerheim, 1899; *Bicilium andreei* (Lagerheim) Petersen, 1905; *Pleotrachelus ectocarpi* Jokl, 1916; *Petersenia andreei* (Lagerheim) Sparrow, 1936.

Икон.: Sparrow, Biol. Bull. 1936, 70 : 247, text-fig. 1—8, 12.

Зооспорангии от 1 до 20 в клетке хозяина, в основном округлые, 5.0—40 мкм диам. или эллипсоидальные, 15—25 × 8—15 мкм, с тонкой, гладкой, бесцветной оболочкой, с 1—7 цилиндрическими выводными трубками до 80 мкм дл. и 3—5 мкм шир., расположенными радиально. Зооспоры 4—5 × 3 мкм. Покоящиеся споры округлые, эллипсоидальные, 12—23 мкм диам., с толстой гладкой коричневатой оболочкой. Сопутствующая клетка 4—8 мкм диам., с тонкой бесцветной оболочкой.

Паразиты морских водорослей родов *Acrosiphonia*, *Ceramium*, *Spongomorpha*, *Striaria*, *Ectocarpus*.

Европ.ч. (Белое море). — Европа (Дания, Франция, Швеция), Сев. Америка (США).

3. *Olpidiopsis aphanomycis* Cornu, Ann. Sci. Nat. Bot. Paris, ser. V, 15 : 148, 1872. — *Pseudolpidium aphanomycis* (Cornu) Fischer, 1892.

Икон.: Cornu, l.c. 1872, tab. 4, fig. 5—11 (iconotyp.).

Зооспорангии от 1 до 20 в терминальных, реже интеркалярных гипертрофированных гифах гриба-хозяина, округлые, эллипсоидальные, 50—200 × 10—35 мкм, с гладкой тонкой бесцветной оболочкой, с 1—2 выводными трубками, незначительно выступающими за пределы клетки хозяина. Покоящиеся споры округлые, 15—30 мкм диам., с гладкой или шиповатой, утолщенной оболочкой бурого цвета, шипы до 2.5 мкм дл., Цейп (Sejr, 1959) указывает размеры покоящихся спор — 25—40 мкм диам. Сопутствующая клетка может отсутствовать, если имеется, то по 1—3 у покоящейся споры, эллипсоидальная, округлая, 10—25 мкм диам. Прорастание покоящихся спор не известно (табл. XXXIII, 1).

Паразиты в гифах и оогониях *Aphanomyces cladogamus* и *A. laevis*.

Европ.ч. (Карелия, Коми). — Латвия, Казахстан. — Европа (Великобритания, Германия, Дания, Норвегия, Словакия, Франция, Чехия, Швеция), Азия (Индия, Тайланд), Сев. Америка (США), Центр. Америка (Куба), Австралия (Новая Зеландия).

Джонсон (Johnson, 1977b) наблюдал покоящиеся споры с гладкой оболочкой, но многие исследователи сообщают о покоящихся спорах *O. aphanomycis* с шиповатой, бугорчатой или бородавчатой оболочкой (Petersen, 1909; Whiffen, 1942; Sejr, 1959; Sparrow, 1960). При изучении специализации этого вида Виффен (Whiffen, 1942) обнаружил, что есть изоляты, поражающие *Aphanomyces cladogamus*, но не инфицирующие *A. laevis*, на основании чего автор предложил *O. aphanomycis* Cornu sensu Whiffen. Некоторые исследователи (Karling, 1942; Sejr, 1959) считают *O. luxurians* Barrett (1912) синонимом *O. aphanomycis*, основываясь на „размытости” диагнозов и общем хозяине этих грибов-паразитов.

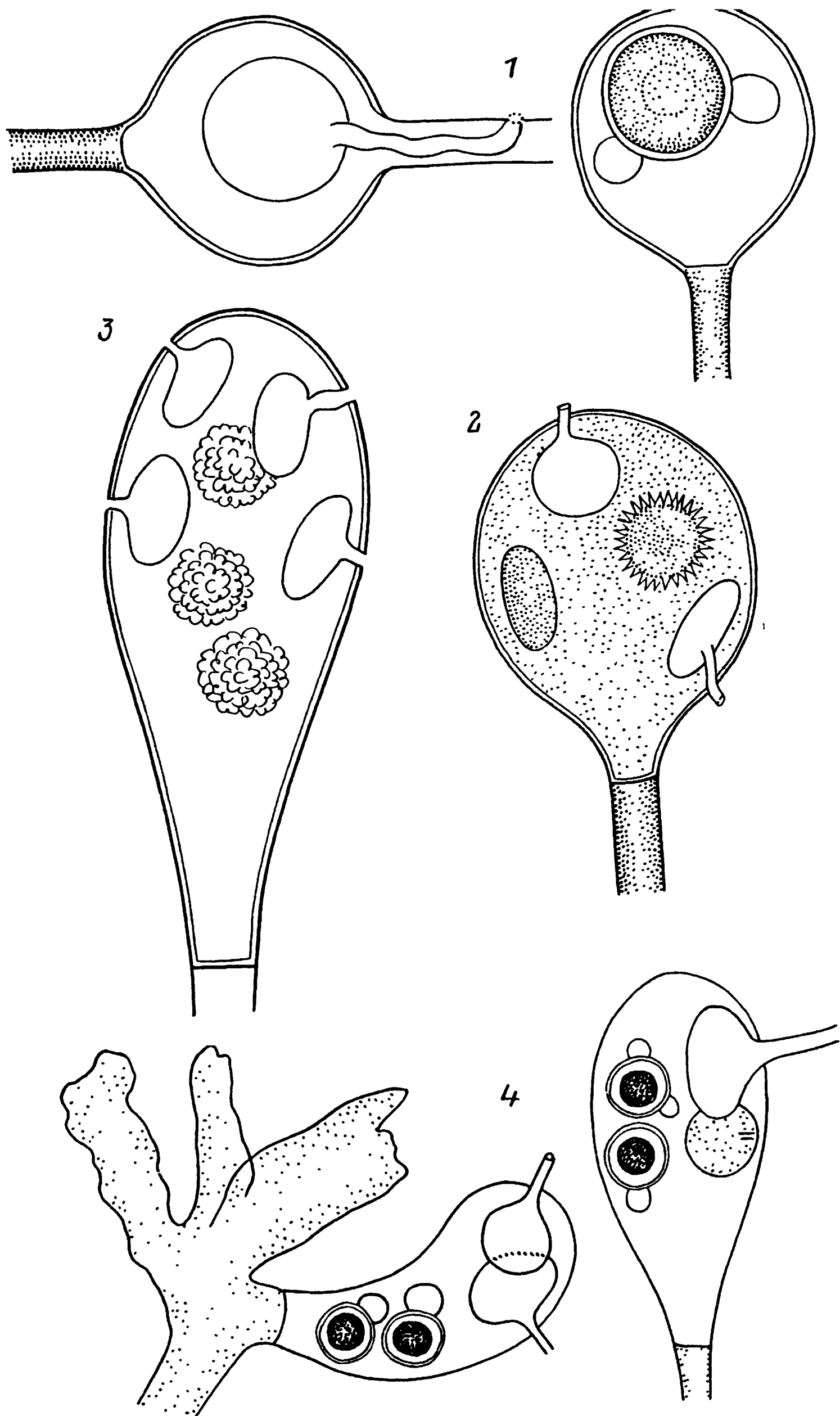


Таблица XXXIII

1 — *Olpidiopsis aphanomycis* Cornu в оогониях *Aphanomyces*; 2 — *O. fusiformis* Cornu в деформированных гифах *Achlya*; 3 — *O. incrassata* Cornu в деформированных гифах *Achlya*; 4 — *O. indica* Srivastava в гипертрофированных частях зооспорангия *Pythium*.

4. *Olpidiopsis fusiformis* Cornu, Ann. Sci. Nat. Bot. Paris, ser. V, 15 : 147, 1872; *Pseudolpidium fusiforme* (Cornu) Fischer, 1892; *Olpidiopsis minor* Fischer, 1892; *Pseudolpidium stellatum* Sawada, 1912; *Olpidiopsis spinosa* Tokunaga, 1934.

Икон.: Cornu, l.c. 1872, tab. 4, fig. 1—4, tab. 3, fig. 11 (iconotyp.).

Зооспорангии от 1 до 15 в терминальных, реже интеркалярных гипертрофированных гифах хозяина, веретеновидные, эллипсоидальные, цилиндрические, варьируют в размерах, 45—350 мкм дл., 20—90 мкм шир., с тонкой, бесцветной, гладкой или шиповатой оболочкой, с 1—3 выводными трубками, различными по длине. Зооспоры 3—5 × 2—3 мкм. Покоящиеся споры округлые, 75—100 мкм диам., с оболочкой до 10—20 мкм толщ., покрыты толстошиловидными шипами 7—12 мкм дл., образующими сложную сетку у основания. Сопутствующие клетки, всегда имеющиеся от 1 до 6 у каждой покоящейся споры, округлые, овальные, 20—30 мкм диам., с тонкой гладкой оболочкой. Прорастание покоящихся спор не известно (табл. XXXIII, 2).

Паразиты в гифах *Achlya*.

Европ. ч. (Карелия, Лен.), Дальн. Восток (Примор.). — Беларусь, Эстония, Ср. Азия (Узбекистан). — Европа (Великобритания, Германия, Дания, Словакия, Франция, Чехия, Швеция), Азия (Индия, Китай, Япония), Сев. Америка (США).

Н.В. Сорокин (Sorokin, 1883) сообщил о находке этого гриба в азиатской части России в гифах *Saprolegnia*. Однако опыты, проводимые с использованием перекрестных заражений (Shanor, 1940; Srivastava, 1966), показали довольно узкую специализацию большого числа видов *Olpidiopsis*, и в частности *O. fusiformis*.

В литературе имеются сведения о цвете оболочки покоящихся спор. По одним данным (Reinsch, 1878; Sparrow, 1932), они бесцветные, по другим (Butler, 1907; Tokunaga, 1934) — желтовато-бурые.

5. *Olpidiopsis incrassata* Cornu, Ann. Sci. Nat. Bot., Paris, ser. V. 15 : 146, 1872; *Pseudolpidium incrassata* (Cornu) Fischer, 1892; *Olpidiopsis major* Maurizio, 1892; *O. vexans* Barrett, 1912.

Икон.: Cornu, l.c. 1872, tab. 4, fig. 12 (iconotyp.).

Зооспорангии от 1 до 12 (иногда до 18) в интеркалярных или терминальных гипертрофированных гифах хозяина, округлые, 20—175 мкм диам., эллипсоидальные, 90—120 × 25—30 мкм, с тонкой бесцветной гладкой оболочкой, с 1—3(7) выводными трубками разной длины, чаще прямыми, реже изогнутыми. Покоящиеся споры округлые, 30—60 мкм диам., или яйцевидные, эллипсоидальные, 35—80 × 80—120 мкм, с утолщенной бугорчато-волнистой оболочкой, бесцветной или желтовато-бурой. Сопутствующие клетки 0—2 (иногда до 4), округлые, 15—20 × 20—30 мкм, с гладкой оболочкой. Прорастание покоящихся спор не известно (табл. XXXIII, 3).

Паразиты в гифах *Achlya* и *Saprolegnia*.

Европ. ч. (Карелия, Лен., Твер. — оз. Селигер), Дальн.Восток (Примор.). — Латвия, Кавказ (Грузия), Ср. Азия (Кыргызстан, Узбекистан). — Европа (Дания, Словакия, Франция, Чехия, Швейцария, Швеция), Сев. Америка (США).

Нет единого мнения относительно самостоятельности видов *O. vexans* Barrett и *O. major* Maurizio. Одни исследователи (Shanor, 1940; Karling, 1942; Cejr, 1959) считают их синонимом *O. incrassata*, а другие (Sparrow, 1960; Johnson, 1972, 1977b) признают их возможную самостоятельность.

Было изучено влияние окружающей среды (свет, температура, ионный состав) на паразитизм *O. incrassata* (Slifkin, 1961, 1963). Предложен модифицированный метод культивирования этих грибов (Slifkin, 1962).

6. *Olpidiopsis index* Cornu, Ann. Sci. Nat. Bot. Paris, ser. V, 15 : 145, 1872.

Икон.: Cornu, l.c. 1872, pl. 3, fig. 11 (iconotyp.).

Зооспорангии от 1 до нескольких в терминальных или интеркалярных гипертрофированных частях гиф хозяина, узкоэллипсоидальные, с тонкой гладкой бесцветной оболочкой, с 1 выводной трубкой. Покоящиеся споры овальные, с утолщенной оболочкой, покрытой редкими тонкими шипами. Сопутствующие клетки отсутствуют.

Паразиты в гифах *Achlya* и *Saprolegnia*.

Европа (Франция). Кроме типового образца, известна еще одна находка — в Центральной Азии в России (Sorokin, 1883).

Некоторые исследователи, в частности Цейп (Cejr, 1959), считают *O. index* синонимом *O. fusiformis* Cornu.

7. *Olpidiopsis indica* Srivastava, Curr. Sci. India, 44, 17 : 642, 1975.

Икон.: Srivastava, l.c. 1975 : 643, text figs.

Зооспорангии одиночные, редко по несколько в терминальных гипертрофированных мешковидных элементах зооспорангия хозяина, округлые, 15—30 мкм диам., эллипсоидальные, 18—40 × 13—30 мкм, с тонкой гладкой бесцветной оболочкой, с 1—3 узкоцилиндрическими выводными трубками. Покоящиеся споры округлые, 13—30 мкм диам., с 1 или несколькими преломляющими свет глобулами, с гладкой оболочкой 1.5—3.5 мкм толщ. Сопутствующие клетки по 1—2(3) у каждой покоящиеся споры, овальные, округлые, 7—10 мкм диам., с тонкой гладкой оболочкой. Прорастание покоящихся спор не известно (табл. XXXIII, 4).

Паразиты в гифах и зооспорангиях *Pythium aphanidermatum*.

Дальн. Восток (Примор.). — Азия (Индия).

Сперроу (Sparrow, 1960) приводит данные о паразитизме на представителях р. *Pythium* четырех видов *Olpidiopsis*: *O. gracile*, *O. pythii*, *O. curvispinosa*, *O. brevispinosa*. Два последних вида характеризуются покоящимися спорами с шиповатой оболочкой и с сопутствующими клетками.

у двух первых — оболочка покоящихся спор гладкая и нет сопутствующих клеток. В нашем изоляте из Приморского края покоящиеся споры были с гладкой оболочкой, у 70 % из них имелись сопутствующие клетки.

8. *Olpidiopsis oedogoniarum* (Sorokin) Scherffel, Arch. Protistenkde, 52 : 109, 1925. — *O. fusiformis* Cornu var. *oedogoniarum* Sorokin, 1883; *Olpidium oedogoniarum* (Sorokin) de Wildeman, 1894.

Икон.: Sorokin, Arch. Bot. Nord France, 1883, 2, fig. 31 (iconotyp.).

Зооспорангии от 1 до 5 свободно лежат в вегетативных клетках или оогониях водоросли, они яйцевидные, овальные, мешковидные, широковеретеновидные, 15—50 × 5—8 мкм, причем ось длины зооспорангия располагается, как правило, параллельно такой же оси клетки хозяина; оболочка тонкая, гладкая, бесцветная; выводная трубка чаще одна, отходит от середины удлиненной стороны зооспорангия, пронизывает стенку хозяина, незначительно выступая за ее пределы. Зооспоры 5 мкм дл., возможно дипланетические. Покоящиеся споры округлые, овальные, 10—13 мкм диам., с тонкой гладкой бесцветной оболочкой. Сопутствующая клетка, как правило, одиночная, удлиненная, мешковидная, до 10 мкм диам., с гладкой оболочкой. Прорастание покоящихся спор не известно (табл. XXXIV, 1).

Паразиты в водорослях р. *Oedogonium*.

Европ. ч. (Лен.), Дальн. Восток (Примор.). — Европа (Венгрия, Словакия, Франция, Чехия), Сев. Америка (США).

Н.В. Сорокин (Sorokin, 1883) отмечал этот вид в азиатской части России.

При изучении биологии этого вида (Scherffel, 1925) было выявлено 2 типа зооспорообразования: как у *Pythium* и как у *Achlya*. Первый тип сближает *O. oedogoniarum* с видами р. *Myzocyttium* и, по мнению автора, указывает на связь родов *Olpidiopsis* и *Myzocyttium* в пор. *Lagenidiales*.

9. *Olpidiopsis pythii* (Butler) Karling, Biflag, Phycom. : 47, 1942. — *Pseudolpidium pythii* Butler, 1907.

Икон.: Butler, Mem. Dept. Agric. India, Bot. 1907, 1/5, tab. 7, fig. 9—16 (iconotyp.).

Зооспорангии одиночные или многочисленные развиваются в терминальных или интеркалярных веретеновидно или грушевидно гипертрофированных частях гифы гриба-хозяина. Они округлые, эллипсоидальные, 30—45 мкм диам., с тонкой гладкой бесцветной оболочкой и 1 выводной трубкой, заметно выступающей за пределы клетки хозяина. Зооспоры 2—4 мкм дл. Покоящиеся споры одиночные, реже 2—3 рядом, развиваются часто одновременно с зооспорангиями, округлые, овальные, 20—30 мкм диам., с тонкой буроватой оболочкой, гладкой или покрытой нитевидными, равномерно расположенными шипами. Сопутствующие клетки не известны. Прорастание покоящихся спор не известно (табл. XXXIV, 2).

Паразиты в гифах видов р. *Pythium*.

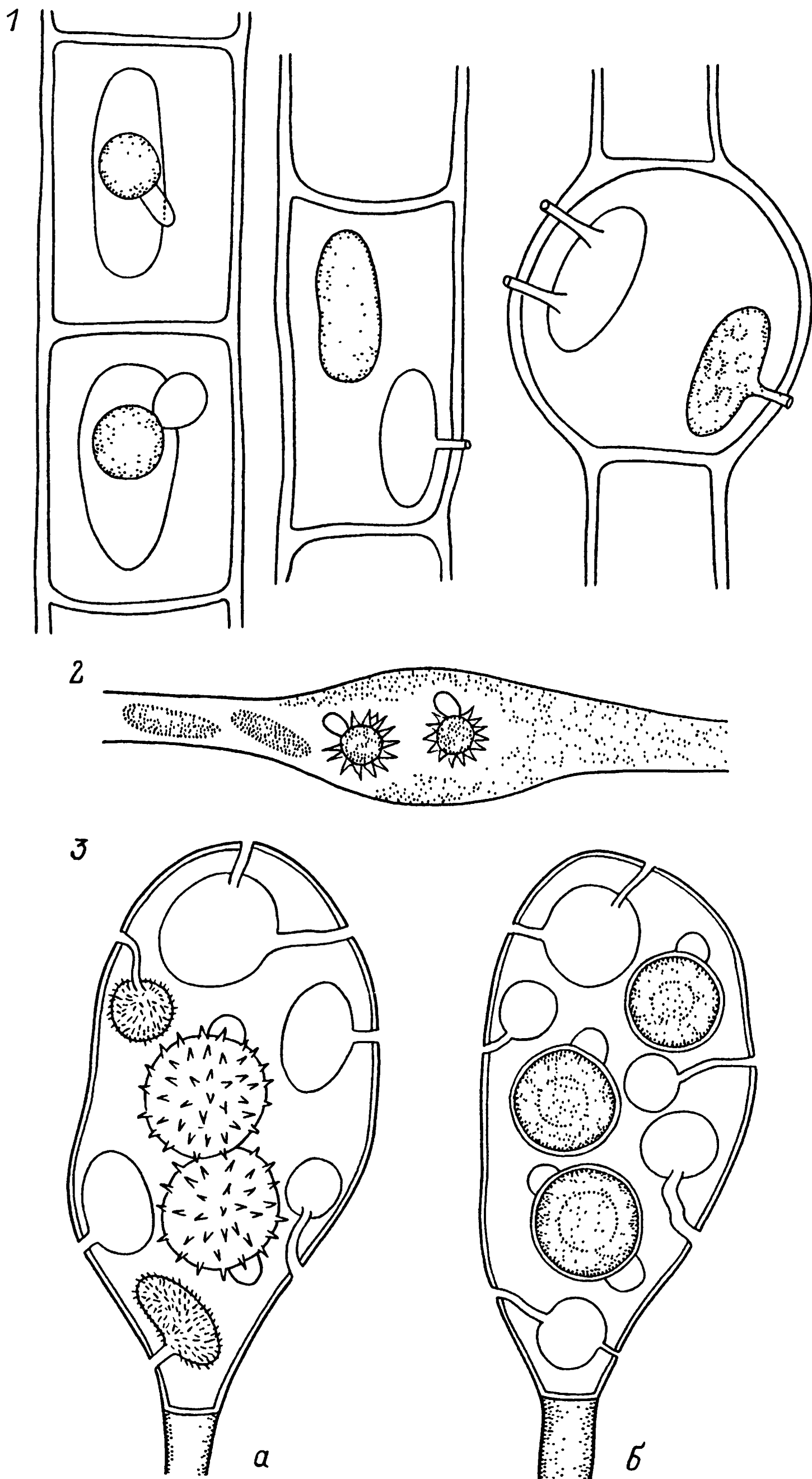


Таблица XXXIV

1 — *Olpidiopsis oedogoniarum* (Sorokin) Scherffel в нитях *Oedogonium*; 2 — *O.pythii* (Butler) Karling в деформированных гифах *Pythium*; 3 — *O.saprolegniae* (Braun) Cornu: а — var.*saprolegniae*; б — var.*laevis* в оогониях *Saprolegnia*.

Европ. ч. (Коми, Лен.). — Кавказ (Азербайджан), Ср. Азия (Узбекистан). — Европа (Великобритания, Германия, Словакия, Франция, Чехия, Швеция), Азия (Япония), Сев. Америка (США), Центр. Америка (Тобаго).

Цейп (Cejr, 1959) предложил новую комбинацию — *O. pythii* (Butler) Karling f. sp. *brevispinosa* (Whiffen) Cejr (= *Olpidiopsis brevispinosa* Whiffen, 1942).

10. *Olpidiopsis saprolegniae* (Braun) Cornu, Ann. Sci. Nat. Bot., Paris, ser. V, 15 : 145, 1872. — *Chytridium saprolegniae* Braun, 1855; *Diplophysa saprolegniae* (Cornu) Schroeter, 1885; *Pseudolpidium saprolegniae* Fischer, 1892; *Olpidiopsis echinata* Petersen, 1909.

Икон.: Braun, Abhandl. kgl. Akad. Wiss. Berlin, 1855, tab. 5, fig. 23 (iconotyp.).

Зооспорангии одиночные или многочисленные развиваются в терминальных и интеркалярных гипертрофированных частях гифы гриба-хозяина. Они округлые, яйцевидные, эллипсоидальные, варьируют в размерах, 20—150 × 15—35 мкм, с тонкой гладкой (иногда шиповатой) бесцветной оболочкой, с 1, реже 2—3 узкоцилиндрическими, прямыми или согнутыми, различными по длине выводными трубками, почти не выступающими за пределы клетки хозяина. Зооспоры 2—4 мкм дл. Покоящиеся споры округлые, 30—110 мкм диам., с бесцветной или буроватой, гладкой или густошиповатой оболочкой. Сопутствующие клетки 1—2(4) у каждой покоящейся споры, округлые, яйцевидные 18—30 мкм диам., с тонкой гладкой бесцветной оболочкой. Прорастание покоящихся спор не известно.

Паразиты в гифах родов *Saprolegnia* и *Achlya*. При искусственном заражении поражал представителей родов *Dictyuchus*, *Leptolegnia* (Shapor, 1940).

Известны две разновидности.

Olpidiopsis saprolegniae (Braun) Cornu var. *saprolegniae*.

Оболочка покоящихся спор густо покрыта тонкими, острыми шипами 5—12 мкм дл. (табл. XXXIV, 3, а).

Паразиты в гифах и оогониях родов *Saprolegnia* и *Achlya*.

Европ.ч. (Лен., Смол., Краснодар.). — Латвия, Украина. — Европа (Болгария, Великобритания, Голландия, Германия, Дания, Исландия, Польша, Румыния, Словакия, Франция, Чехия, Швеция), Азия (Индия, Китай, Япония), Сев. Америка (США), Юж. Америка (Бразилия), Австралия (Новая Зеландия).

В работе Н.В. Сорокина (Sorokin, 1883) указываются находки на *Saprolegnia* sp. в европейской и азиатской частях России.

Olpidiopsis saprolegniae (Braun) Cornu var. *laevis* Coker, The Saprolegniaceae : 185, 1923.

Икон.: Coker, l.c. 1923, tab. 62, fig. 1—6 (iconotyp.).

Оболочка покоящихся спор гладкая, слегка утолщенная (табл. XXXIV, 3, б).

Паразиты в гифах *Saprolegnia ferax* и *S. monoica*.

Европ. ч. (Лен.). — Европа (Швеция), Сев. Америка (США), Юж. Америка (Бразилия).

В Индии была выделена еще разновидность — *O. saprolegniae* (Braun) Cornu var. *indica* Dayal et Thakur (1968).

Была изучена биология *O. saprolegniae* (Diehl, 1935) и тонкая структура его зооспор (Bortnich et al., 1985).

11. *Olpidiopsis schenkiana* Zopf, Nova Acta Acad. Leop.-Carol. 47 : 168, 1884; *Pleocystidium parasiticum* Fisch, 1884; *Olpidiopsis parasitica* (Fisch) Fischer, 1892; *Diplophysa schenkiana* (Zopf) Schroeter, 1892 (1897); *Pseudolpidiopsis schenkiana* (Zopf) Minden, 1911 (1915); *P. parasitica* (Fisch) Minden, 1911(1915).

Икон.: Zopf, l.c. 1884, pl. 15, fig. 1—32 (iconotyp.).

Зооспорангии от 1 до 5 в гипертрофированных клетках хозяина, эллипсоидальные, редко округлые, часто слегка согнутые, 30—80 × 17—25 мкм, с тонкой гладкой бесцветной оболочкой, с 1, как правило, выводной трубкой разной длины, но чаще длинной и извилистой, расположенной сбоку на эллипсоидальном зооспорангии и далеко выходящей из клетки хозяина. Зооспоры дипланетические, 7—8 мкм дл. Покоящиеся споры округлые, эллипсоидальные, 19—30 мкм диам., с гладкой, утолщенной, бесцветной или буроватой оболочкой и крупной, преломляющей свет глобулой. Сопутствующие клетки по 1—4 у каждой покоящейся споры, округлые, 10—21 мкм диам., с тонкой гладкой бесцветной оболочкой. Прорастают покоящиеся споры зооспорами, образуя выводную трубку (табл. XXXV, 1).

Паразиты в вегетативных клетках, гаметангиях и реже зиготах *Mougeotia* и *Spirogyra*, часто вместе с другими паразитами из порядков *Lagenidiales* и *Chytridiales*.

Европ. ч. (Твер.). — Европа (Бельгия, Венгрия, Румыния, Словакия, Чехия), Азия (Индия, Япония), Сев. Америка (США).

12. *Olpidiopsis varians* Shanor, J. Elisha Mitchell Sci. Soc. 55 : 171, 1939.

Икон.: Shanor, l.c. 1939, tab. 24, fig. 1—13 (iconotyp.).

Зооспорангии от одиночных до многочисленных в интеркалярных или терминальных гипертрофированных частях гиф или репродуктивных органах хозяина, они округлые, эллипсоидальные, варьируют в размерах, 100—350 × 30—80(140 × 80) мкм, с гладкой или шиповатой оболочкой, шипы игольчатые или конические, до 7 мкм дл., выводные трубки от 1 до 5, незначительно выступают за пределы клетки хозяина. Зооспоры 4.2 × 2.8 мкм, с равными по длине жгутиками. Покоящиеся споры округлые, (25)50—60(85) мкм диам., с двуслойной оболочкой: наружный слой бесцветный или желтоватый, до 1.2 мкм толщ., густо покрыт коническими шипами до 8.6 мкм дл.; внутренний слой желтовато-бурый, до 1.7 мкм толщ., гладкий. Сопутствующие клетки по 1—2 у каждой покоящейся споры, округлые, 15—30 мкм диам., с гладкой или шиповатой оболочкой, шипы редкие, конические, до 1.7 мкм дл., бесцветные, слой под шипами желтоватый. Прорастают покоящиеся споры

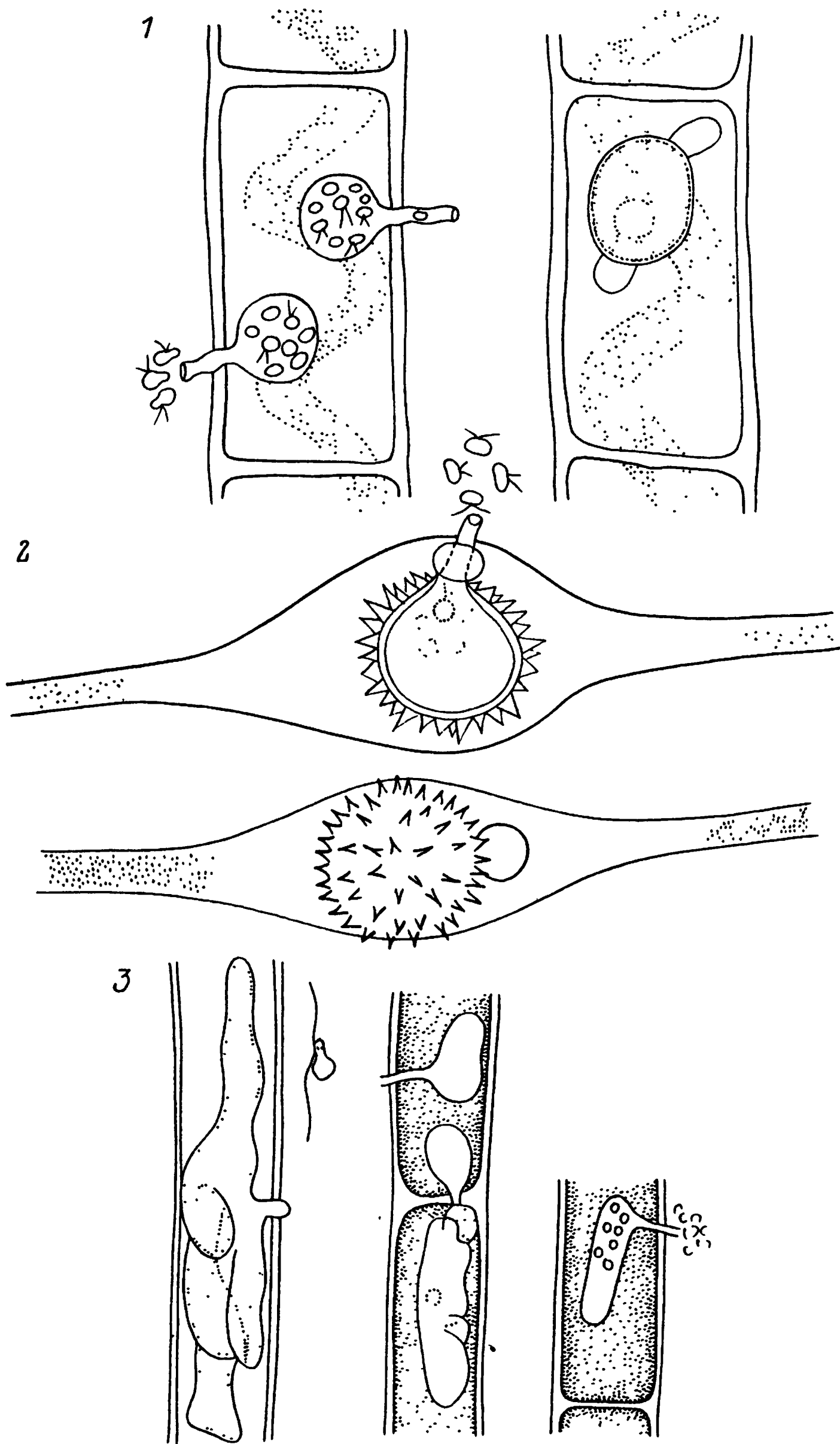


Таблица XXXV

1 — *Olpidiopsis schenkiana* Zopf в нитях *Spirogyra*; 2 — *O. varians* Shanor в гифах *Achlya*;
 3 — *Petersenia lobata* (Petersen) Sparrow (по: Sparrow. 1934)
 в нитях *Spermothamnion*.

с образованием зооспор, ростковая трубка часто прорастает сквозь сопутствующую клетку (табл. XXXV, 2).

Паразиты представителей р. *Achlya*.

Зап. Сибирь (Алт.). — Европа (Норвегия, Швеция), Азия (Индия), Сев. Америка (США).

В диагнозе (Shapor, 1939) говорится, что гладкая оболочка зооспорангиев и гладкий внутренний слой покоящихся спор (у автора „экзоспора“) содержат целлюлозу, а шипы зооспорангиев и наружный шиповатый слой покоящихся спор (у автора это оболочки оогония) показывают ее отсутствие (подобные сведения приводятся и в диагнозе *O. achlyae*). Был изучен круг хозяев *O. varians* на примере 50 видов сем. *Saprolegniaceae* и 11 видов сем. *Pythiaceae* (Martin, Miller, 1985). Особенности морфологии и специализации *O. varians*, по мнению авторов, указывают на идентичность этого вида с *O. achlyae*, и они предлагают считать последний синонимом первого (по правилам приоритета). Однако отличия, имеющиеся в диагнозах этих видов (отсутствие сопутствующих клеток или наличие их, но только с гладкой оболочкой у *O. achlyae*, и имеющиеся всегда сопутствующие клетки, причем часто с шиповатой оболочкой, у *O. varians*), позволяют все-таки говорить о разных видах, во всяком случае пока *O. achlyae* не будет изучен так же подробно, как и *O. varians*.

Имеются данные по ультраструктуре половой и бесполой стадии развития у *O. varians* (Martin, Miller, 1986a, 1986b).

Кроме вышеперечисленных видов рода *Olpidiopsis* известны еще следующие: *O. appendiculata* de Wildeman (1895) в *Mougeotia* sp.; *O. fibrillosa* de Wildeman (1895) в нитях *Spirogyra*; *O. zopfii* de Wildeman (1895) в нитях *Spirogyra* sp.; *O. gracile* (Butler) Karling (1907), у Цейпа (Cejp, 1959) *O. gracilis* (Butler) Karling, в гифах *Pythium* и *Phytophthora*; *O. luxurians* Barrett (1912) в гифах *Aphanomyces* sp., *A. laevis*; *O. ricciae* du Plessis (1933) в *Riccia*; *O. brevispinosa* Whiffen (1942) в гифах *Pythium* sp.; *O. curvispinosa* Whiffen (1942) в гифах *Pythium torulosum*; *O. karlingiae* Karling (1949) в *Rhizophlyctis rosea*; *O. feldmanni* Aleem (1952) — паразит морских водорослей *Falkenbergia rufolonosa*, *Trilliella intricata*; *O. gillii* (de Wildeman) Friedmann (1952) — паразит *Pleurosigma attenuatum*, *Cocconema lanceolatum*, *Nitzschia* sp., *N. sigmoidea*; *O. myzocyta* Rieth (1954) в *Myzocyttium proliferum*; *O. magnusii* J. et G. Feldmann (1955) в *Ceramium*; *O. verrucosa* Johnson (1955) в гифах *Achlya glomerata*; *O. braziliensis* Sparrow (1960) = *Pseudolpidiopsis achlyae* Viegas, Teixeira (1943) в гифах, спорангиях *Achlya* sp.; *O. endogena* Karling (1985), *O. decipiens* Dasgupta et R. John (1988 (1990)) в нитях *Oedogonium*; *O. sphaericis* Dasgupta et R. John (1988 (1990)) в нитях *Zygnema*. Среди сомнительных видов: *O. elliptica* (Schroeter) Fischer; *O. milleri* Jaczewsky, *O. sorokinei* de Wildeman, *O. vuilleminae* Arnaudov.

Dans. bot. Ark. 8, 6 : 13, 1934; *Pleotrachelus* Zopf sect. *Lobati* Petersen, 1905.

Таллом представлен плазмодием внутри полости хозяина, при созревании образует вегетативную систему лопастной или трубчатой, реже эллипсоидальной формы. Зооспорангии формируются из части этой системы, они мешковидные, с несколькими выводными трубками (очень редко с 1). Двужгутиковые зооспоры формируются внутри зооспорангия. Покоящиеся споры или другие структуры, кроме зооспорангиев, не известны.

Паразиты или сапротрофы морских водорослей, паразиты оомицетов, обитающих в пресноводных водоемах.

Тип рода: *P. lobata* (Petersen) Sparrow.

Род включает 7 видов. На изучаемой территории известен 1 вид.

1. *Petersenia lobata* (Petersen) Sparrow, Dans. bot. Ark. 8, 6 : 13, 1934. — *Pleotrachelus lobatus* Petersen, 1905.

Икон.: Sparrow, Aquatic Phycomyces, 1960, fig. 76, D—I.

Зооспорангии удлинённые, иногда цилиндрические, округлые, эллипсоидальные, дольчатые, 30—190 × 15—30 мкм, с гладкой оболочкой, с 1—3 выводными трубками различной длины. Зооспоры грушевидные, 4.5 × 3 мкм, с крупной, преломляющей свет глобулой. Покоящиеся споры не отмечены (табл. XXXV, 3).

Паразиты или сапротрофы морских красных и бурых водорослей, оомицетов, обитающих в пресных водах, бластокладиевых в почве и паразиты листьев *Panicum repens*.

Европ.ч. (Белое море) — Европа (Дания, Румыния, Франция, Швеция), Азия (Индия), Сев. Америка (Канада, США).

К роду *Petersenia* относятся еще виды: *P. pollagaster* (Petersen) Sparrow (1934) в *Ceramium*; *P. irregulare* (Constantineanu) Sparrow (1943) в *Saprolegnia* и *Achlya*; *P. panicicola* Thirumalachar et Lacy (1951) в *Panicum repens*; *P. utriculoba* Miller (1962) в *Pythium intermedium*; *P. catenophlyctidis* Sundaram (1968) в *Catenophlyctis variabilis*; *P. palmariae* Meermet Pueschel (1985) в *Palmaria mollis*. У вида *P. irregulare* (Johnson, 1977) и при описании видов *P. panicicola* и *P. utriculoba* приводятся покоящиеся споры, и хотя в диагнозе рода наличие этой стадии развития не отмечено, авторы считают, что виды должны рассматриваться в роде *Petersenia*.

Вид *P. palmariae* был изучен на ультраструктурном уровне (Meer Pueschel, 1985).

Род PSEUDOLPIDIUM Fischer

Krypt.-Fl. Rabenhorst's 1, 4 : 33, 1892; *Olpidiopsis* Cornu sensu Fischer, 1882.

Таллом эндобиотический, голокарпический, без специализированных вегетативных структур, сначала голый, амебоидный, затем окружен

оболочкой, чаще округлый или эллипсоидальный, преобразующийся в зооспорангий. Зооспорангий с гладкой оболочкой, с 1 или несколькими выводными трубками. Зооспоры с 2 боковыми жгутиками, формируются в зооспорангии. Покоящиеся споры и сопутствующие клетки не известны.

Паразиты водорослей и низших грибов.

Тип рода: *P. glenodinianum* (Dangeard) Fischer.

Самостоятельность рода признается не всеми, а те, кто признают род *Pseudolpidium*, по-разному трактуют его объем. Было предложение о выделении семейства *Pseudolpidiaceae* Petersen (1909), но оно не было поддержано. Правда, это название встречается еще в книге Н.А. Наумова (1954), но там оно включает р. *Olpidiopsis*, а р. *Pseudolpidium* приводится как синоним. При изучении моноспоровых культур различных видов родов *Olpidiopsis* и *Pseudolpidium* оказалось, что все виды, которые относились к р. *Pseudolpidium* и паразитировали на оомицетах, являлись видами р. *Olpidiopsis* (Shanor, 1939). Автором было высказано предложение оставить в рамках р. *Pseudolpidium* „на всякий случай” лишь 3 вида, встречающиеся на водорослях (у них не были обнаружены покоящиеся споры). Цейп (Cejp, 1959) описал новый род *Pseudolpidiella*, который отличался от р. *Olpidiopsis* отсутствием покоящихся спор и зооспорами только мономорфного типа. Как видим, характеристика нового рода ничем не отличается от р. *Pseudolpidium*. Кроме типового вида *Pseudolpidiella glenodiana* (Dangeard) Cejp, автор поместил сюда *P. gillii* (de Wildeman) Cejp, *P. sphaeritae* (Dangeard) Cejp, *P. devormans* (Serbinov) Cejp. В настоящее время у нас нет веских оснований признавать или не признавать самостоятельность рода *Pseudolpidium* (или *Pseudolpidiella*), так как у этих грибов слишком мало диагностических признаков и к тому же большая часть видов известна по единичной находке. Но на территории бывшего СССР под этим родовым названием было зарегистрировано 2 вида, и мы приводим здесь их описания так, как они даны у авторов.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. Таллом фрагментарный, паразит в *Draparnaldia* . . . 1. *P. deformans*.
— Таллом не фрагментарный, паразит в *Sphaerita* . . . 2. *P. sphaeritae*.

1. *Pseudolpidium deformans* Serbinov, Scripta Bot. Horti Imp. Univ. Petr. 24 : 154, 1907; *Pseudolpidiella deformans* (Serbinov) Cejp, 1959.

Икон.: Serbinov, l.c. 1907, tab. 1, 1—12, tab. 4, fig. 16—28 (iconotyp.).

„Зооспорангии от 1 до 10 развиваются в боковых гипертрофированных клетках хозяина, они округлые, до 35 мкм диам., яйцевидноудлиненные, 30—48 × 14—27 мкм, с цилиндрической выводной трубкой 15.8 мкм дл. и 8 мкм диам. Зооспоры округлые или яйцевидные, 3.2—4.8 мкм диам., с двумя боковыми жгутиками. Покоящиеся споры и сопутствующие клетки не известны” (по: Serbinov, 1907).

Паразит в *Draparnaldia glomerata*.

Европ. ч. (Лен.).

Гриб известен только по 1 находке.

2. *Pseudolpidium sphaeritae* (Dangeard) Fischer, Rabenhorst's Krypt.-Fl. 1/4 : 36, 1892. — *Olpidium sphaeritae* Dangeard, 1889; *Olpidiopsis sphaeritae* (Dangeard) Schroet., 1892; *Pseudolpidiella sphaeritae* (Dangeard) Cejп, 1959.

Икон.: Dangeard, Le Botaniste, 1889, tab. 3, fig. 3—7 (iconotyp.).

„Зооспорангии числом до 6 развиваются в цистах хозяина, овальные, грушевидные, с тонкой бесцветной оболочкой, с 1 длинной выводной трубкой, пронизывающей оболочку цисты. Зооспоры эллипсоидальные, двужгутиковые. Покоящиеся споры и сопутствующие клетки не известны” (по: Fischer, 1892).

Паразит в гладких и шиповатых цистах *Sphaerita endogena*.
Европ. ч. (Лен.). — Европа (Франция).

Род 3. ROZELLOPSIS Karling ex Cejп

Flora ĆSR, Oomycetes, 1 : 342, 1959; Mycologia, 34 : 205, 1942; *Rozella* Cornu, 1872; *Pleolpidium* Fischer, 1892.

Таллом внутриклеточный, голокарпический, почти неотличимый от протоплазмы хозяина, при созревании окружается уплотненной оболочкой, тесно примыкающей к оболочке клетки хозяина, так что гриб полностью заполняет весь зооспорангий или гипертрофированную гифу хозяина. Зооспорангии одиночные или как бы в цепочке, разделенные перегородками. Зооспорангии различные по форме и размерам, с 1 или несколькими выводными трубками, пронизывающими оболочку клетки хозяина. Зооспоры различные по форме и размерам, с жгутиками, направленными в разные стороны. Зооспоры перед выходом из зооспорангия роятся перед выводным отверстием. При инфицировании зооспора, осевшая на гифу хозяина, оставляет на внешней стороне свою оболочку и голой протоплазмой проникает внутрь клетки хозяина. У видов с одиночными зооспорангиями покоящиеся споры не известны. У видов с зооспорангиями, расположенными цепочкой, имеются покоящиеся споры, разнообразные по форме и размерам, коричневатые, с шиповатой оболочкой, свободно лежащие в клетке хозяина, их прорастание не известно.

Паразиты в гифах и зооспорангиях оомицетов.

Тип рода: *R. fischeri* Cejп.

В роде 4 вида. На изучаемой территории известны 2 вида.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

- | | |
|---|-------------------------|
| 1. Паразит в гифах р. <i>Saprolegnia</i> | 1. <i>R. fischeri</i> . |
| — Паразит в гифальных вздутиях <i>Pythium intermedium</i> и недифференцированных зооспорангиях <i>Zoophagus insidians</i> | 2. <i>R. inflata</i> . |

1. *Rozellopsis fischeri* Cejп, Flora ĆSR, Oomycetes 1 : 346, 1959; *Rozella septigena* Cornu sensu Fischer, 1882; *Rozellopsis septigena* (Cornu sensu Fischer) Karling, 1942.

Икон.: Fischer, Jahrb. wiss. Bot. 1882, 13, tab. 14, fig. 19, tab. 15, fig. 20—28 (iconotyp.).

Зооспорангии расположены цепочкой, цилиндрические или вздутые, с 1 или 2 сосочками, чаще латеральными, редко апикальными; зооспоры яйцевидные, грушевидные, клювовидные, 5—8 мкм дл., 3—4 мкм шир., с двумя боковыми разновеликими жгутиками. Покоящиеся споры в гифальных вздутиях хозяина, округлые, 20 мкм диам., с одной крупной глобулой, оболочка коричневатая, шиповатая, шипы до 2 мкм дл. Прорастание не известно.

Паразит в гифах оомицета р. *Saprolegnia*.

Европ. ч. (Лен.). — Европа (Великобритания, Германия, Словакия, Чехия), Сев. Америка (США).

2. *Rozellopsis inflata* (Butler) Karling, Amer. J. Bot. 29 : 34, 1942. — *Pleolpidium inflatum* Butler, 1917.

Икон.: Butler, Mem. Dept. Agric. India, Bot. 1, 1907, tab. 7, fig. 17—21 (iconotyp.).

Зооспорангии округлые, овальные, грушевидные, образуются в гифальных вздутиях гриба-хозяина, достигают 85 мкм диам., они с 1 или несколькими апикальными или латеральными сосочками; зооспоры многочисленные, удлинённые, 6—8 мкм диам., с двумя разновеликими жгутиками, во время движения длинный направлен назад, короткий вперед. Покоящиеся споры не известны.

Паразиты в гифальных вздутиях *Pythium intermedium* и недифференцированных зооспорангиях *Zoophagus insidians*.

Европ. ч. (Смол.) — Латвия. — Европа (Великобритания, Германия, Словакия, Франция, Чехия), Сев. Америка (США).

Цейп (Cejr, 1959) в пределах вида выделяет специализированную форму *R. inflata* (Butler) Karling f. sp. *waterhousei* (Karling) Cejr на основе описанного Карлингом вида *R. waterhouseii* Karling (1942), паразитирующего в зооспорангиях *Phytophthora cryptogea* и *Ph. megasperma*.

В пределах этого рода описан вид *R. simulans* (Fischer) Karling (1942). Гриб паразитировал на представителях р. *Achlya*. По мнению Проузе (Prowse, 1951), виды *R. septigena* и *R. simulans* являются физиологическими расами одного вида, отличающимися приуроченностью к хозяину: первый ограничен р. *Saprolegnia*, а второй — р. *Achlya*.

К сем. *Olpidiopsidaceae* принадлежит род *Pseudosphaerita* Dangeard (1895) с двумя видами: *P. euglenae* Dangeard (1895) — паразит в *Euglena* из Франции и США и *P. radiata* (Dangeard) Karling (1942) — паразит в *Cryptomonas ovata* из Франции.

В этом же семействе рассматривается (Batko, 1975) монотипный род *Blastulidiopsis* с видом *B. chattoni* Sigot (1931), паразитирующим на *Cyclops*. Известен по единичной находке, считается сомнительным.

Семейство 3. SIROLPIDIACEAE Petersen

Bot. Tidskr. 29 : 357, 1909.

Таллом эндобиотический, голокарпический, без специализированных вегетативных структур, неразветвленный или со слабым ветвлением, более развитый, чем у представителей сем. *Olpidiopsidaceae*. Оболочка всегда дает реакцию на целлюлозу. Зооспорангии располагаются цепочкой. Почти всегда имеется одна выводная трубка, реже их несколько. Зооспоры мономорфные, формируются в зооспорангии. Покоящиеся споры не известны.

Паразиты и сапротрофы морских зеленых и красных водорослей, а также микроскопических животных.

Тип семейства: *Sirolpidium* Petersen.

В семействе 3 рода. На изучаемой территории известны 2 рода.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ

1. Таллом узкотрубчатый, с возрастом септированный, с перетяжками, сегменты как бы образуют цепочку с неровными по длине, но упорядоченными звеньями. 2. *Sirolpidium*.
- Таллом широкотрубчатый, часто с короткими неправильными ответвлениями, сегменты не упорядочены 1. *Pontisma*.

Род 1. PONTISMA Petersen

Oversigt Kgl. Danske Vidensk. Selskabs. Forhandl. 5 : 482, 1905.

Таллом эндобиотический, голокарпический, без специальных вегетативных структур, состоит из неразветвленных или беспорядочно разветвленных мелких гиф, которые с возрастом распадаются на сегменты, содержащие крупные вакуоли, в которых позже появляются многочисленные преломляющие свет гранулы. Оболочка всегда дает реакцию на целлюлозу. Зооспорангии образуются из сегментов, выводная трубка, как правило, одна, выходящая за пределы клетки-хозяина. Зооспоры формируются в зооспорангии, они грушевидные с двумя направленными в разные стороны жгутиками. Покоящиеся споры округлые, толстостенные, с преломляющими свет гранулами.

Паразиты или сапротрофы водорослей р. *Ceramium*.

Род монотипный.

1. *Pontisma lagenidioides* Petersen, Oversigt Kgl. Danske Vidensk. Selskabs. Forhandl. 5 : 482, 1905; *Sirolpidium lagenidioides* (Petersen) Karling, 1942.

Икон.: Petersen, l.c. 1905, 5, fig. X, 1—3 (iconotyp.).

Таллом состоит из цепочки неправильно цилиндрических или коротко разветвленных сегментов 20—60 мкм и более дл. и 11—30 мкм диам., несептированный таллом достигает 130—200 мкм дл. Зооспорангии формируются из отдельных сегментов или из целого таллома. Зооспоры формируются в зооспорангии и покидают его через выводную трубку до 145 мкм дл., вершина которой находится вне клетки хозяина. Зооспоры 2.5—3.0 мкм диам. или 4.5—7.0 мкм дл.; с преломляющей свет глобулой на каждом конце. Покоящиеся споры округлые,

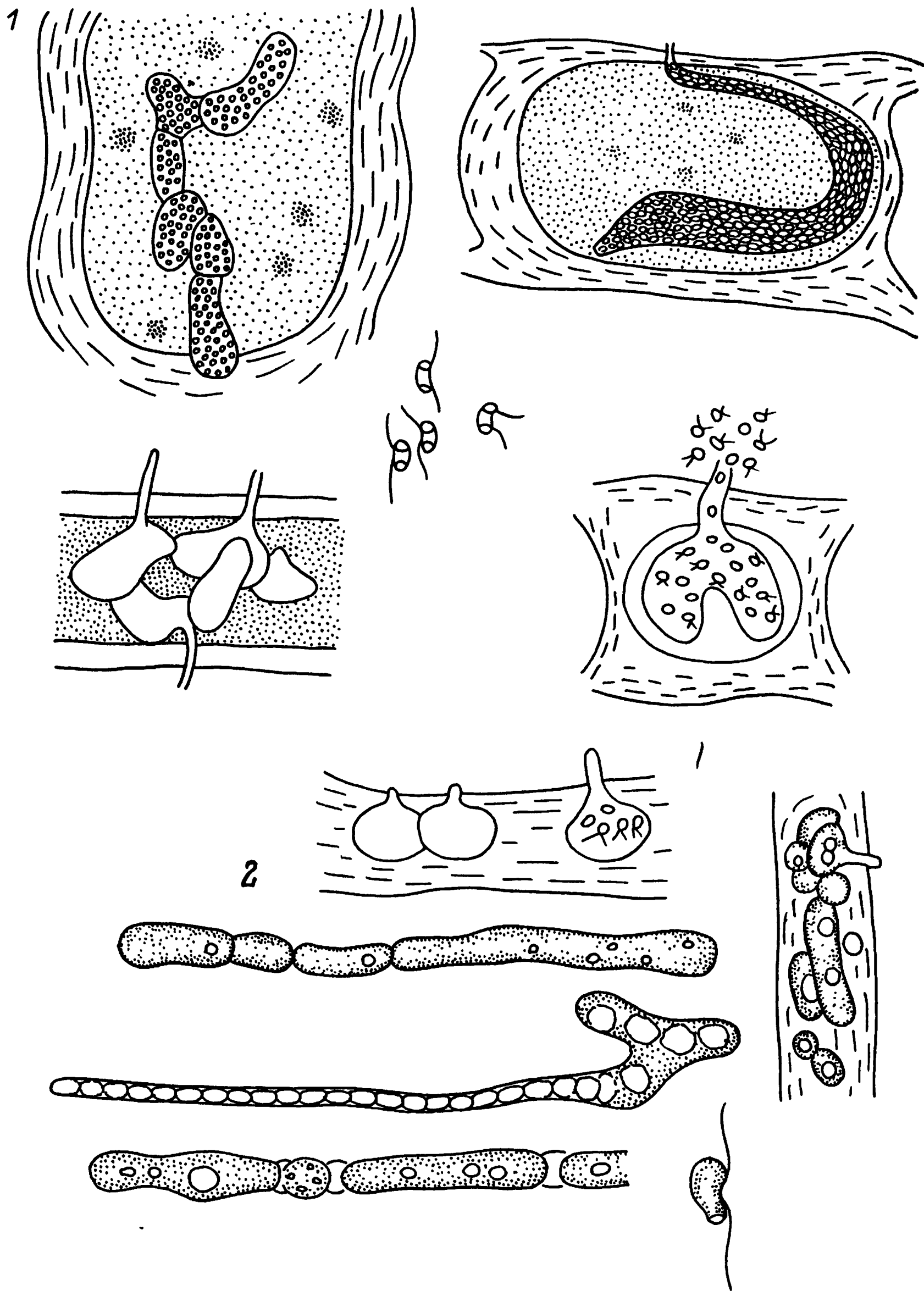


Таблица XXXVI

1 — *Pontisma lagenidioides* Petersen в нитях *Ceramium* (по: Sparrow, 1934);
 2 — *Sirolpidium bryopsidis* (de Bruyne) Petersen в нитях *Bryopsis* (по: Sparrow, 1934).

толстостенные, 27 мкм диам., с несколькими преломляющими свет гранулами (табл. XXXVI, 1).

Паразиты или сапротрофы водорослей р. *Ceramium*.

Европ. ч. (Белое море). — Европа (Дания, Германия, Швеция), Азия (Япония), Сев. Америка (США).

Род 2. SIROLPIDIUM Petersen

Oversigt Kgl. Danske Vidensk. Selskabs. Forhandl. 5 : 480, 1905.

Таллом эндобиотический, голокарпический, без специальных вегетативных структур, состоящий из простого мешковидного тела, формирующегося непосредственно из разросшейся внутри клетки-хозяина зооспоры, или представленный в виде неразветвленной, реже разветвленной гифоподобной трубки с крупными вакуолями, а затем с многочисленными преломляющими свет глобулами. Зооспорангии образуются либо из мешковидного тела, либо из части гифоподобной трубки. Зооспоры формируются внутри зооспорангия и покидают его через выводную трубку, конец которой выходит за пределы клетки-хозяина. Покоящаяся стадия не известна.

Паразиты или сапротрофы морских водорослей и личинок моллюсков.

Тип рода: *S. bryopsidis* (de Bruyne) Petersen.

В роде 2 вида. На изучаемой территории известен 1 вид.

1. *Sirolpidium bryopsidis* (de Bruyne) Petersen, Oversigt Kgl. Danske Vidensk. Selskabs. Forhandl. 5 : 480, 1905. — *Olpidium bryopsidis* de Bruyne, 1890.

Икон.: De Bruyne, Arch. de Biol. 1890, 10, pl. 5, fig. 1—15 (iconotyp.).

Трубчатый зооспорангий 8—90 мкм дл. и 7—16 мкм диам., мешковидный зооспорангий 18—38 мкм дл. и 12—17 мкм диам.; оболочка тонкая, гладкая, бесцветная; выводная трубка узкоцилиндрическая, до 165 мкм дл., часть выводной трубки, находящейся вне клетки хозяина, может быть разной длины. Зооспоры узкогрушевидные, иногда дуговидно изогнутые, 4—6 мкм дл. и 2—3 мкм шир., узкий конец несет 2 направленных в разные стороны жгутика, там же находится преломляющая свет гранула. Покоящиеся споры не известны (табл. XXXVI, 2).

Паразиты или сапротрофы водорослей родов *Cladophora*, *Bryopsis*, *Pseudobryopsis*.

Европ. ч. (Белое море). — Европа (Дания, Италия, Франция, Швеция), Азия (Япония), Сев. Америка (США), Австралия (Новая Зеландия).

Второй вид этого рода — *S. zoophthorum* Vishniac (1955). Он был обнаружен в США, где вызвал эпидемию личинок моллюсков, выращиваемых в культуре.

В пределах сем. *Sirolpidiaceae* Батко (Batko, 1977) рассматривает описанный им род *Skirgiellopsis* Batro (1977) с видами *S. fischeri* (Cejp) Batko (= *Rozellopsis fischeri* Cejp), *R. septigena* (Cornu sensu Fischer) Karling, а также *S. simulans* (Fischer) Batko (= *Rozella simulans* Fischer, *Rozellopsis simulans* (Fischer) Karling), паразитирующими на сапролегниевых грибах. Выделение нового рода малообоснованно.

ЛИТЕРАТУРА

- Абрамов И.Н. Болезни сельскохозяйственных растений Дальнего Востока. Владивосток: Дальгиз, 1939. С. 173—174.
- Алим А. Морские грибы Белого моря // Ботан. журн. 1962. Т. 47, № 11. С. 1582—1595.
- Артемчук Н.Я. Новый вид рода *Leptolegnia* de Bary — гриба-паразита на баянусах Черного моря // Новости систематики низших растений. Л., 1968. Т. 5. С. 77—79.
- Артемчук Н.Я. Микофлора морей СССР. М.: Наука, 1981. 190 с.
- Валиханов Б.Г. Низшие водные грибы озера Балхаш // Изв. АН КазССР. Сер. биол. 1986. Вып. 3. С. 22—27.
- Воронихин И.И. К флоре *Phycomycetes* Кавказа // Вестн. Тифлис. ботан. сада. 1920. Вып. 50. С. 1—6.
- Домашова А.А. О флоре водных фикомицетов Нижнего Поволжья // Микология и фитопатология. 1971. Т. 5, вып. 2. С. 188—193.
- Домашова А.А. Новый вид гриба из Волги — *Aphanomyces volgensis* Domasch. // Микология и фитопатология. 1974. Т. 8. С. 369—370.
- Дудка И.А., Логвиненко Л.И. Микофлора горных речек и ручьев Крымского заповедника // Микология и фитопатология. 1968. Т. 2, вып. 4. С. 269—274.
- Зерова М.Я., Паламарь-Мордвинцева Г.М. Новые интерпретации систематического положения оомицетов // Филогения низших растений. М., 1981. С. 31—32.
- Извекова Г.И. Протеолитические свойства грибов, выделенных из водоемов // Микология и фитопатология. 1985. Т. 19, вып. 3. С. 221—224.
- Киргизбаева Х.М. К экологии и сезонной динамике развития водных фикомицетов в различных водоемах Ташкентской области // Биология, экология, география споровых растений Средней Азии. Ташкент, 1971. С. 23—26.
- Киргизбаева Х.М., Сагдуллаева М.Ш., Рамазанова С.С., Гапоненко Н.И. Флора грибов Узбекистана. Ташкент, 1985. Т. 2: Низшие грибы. 198 с.
- Коколия Т.Г. Влияние некоторых факторов среды на развитие *Leptomitum lacteus* Ag. // Микология и фитопатология. 1968. Т. 2, вып. 3. С. 193—198.
- Коколия Т.Г. Новая разновидность гриба *Leptomitum lacteus* Ag., выделяемая из р. Невы // Новости систематики низших растений. Л., 1971. Т. 8. С. 103—105.
- Котова В.В. Афаномицетная и другие корневые гнили гороха и вики, биологические основы борьбы с ними: Автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук. Л., 1987. 46 с.
- Ларцева Л.В. Сапролегниевые грибы на икре осетровых и лососевых // Гидробиол. журн. 1986. Т. 22, № 3. С. 103—107.
- Ларцева Л.В., Дудка И.А. *Dictyuchus monosporus* Leitgeb — возбудитель сапролегниоза икры белорыбицы в дельте реки Волги // Микология и фитопатология. 1985. Т. 19, вып. 6. С. 469—471.
- Литвинов М.А., Дудка И.А. Методы исследования микроскопических грибов пресных и соленых (морских) водоемов. Л.: Наука, 1975. 150 с.
- Логвиненко Л.И. Новый для СССР вид *Calyptralegnia ripariensis* Höhnk (*Saprolegniales*) // Микология и фитопатология. 1982. Т. 16, вып. 1. С. 5—8.
- Логвиненко Л.И., Зубко Л.В. Некоторые особенности роста *Saprolegnia parasitica* Coker в чистой культуре // Вестн. Харьк. ун-та. 1985. № 269. С. 14—17.
- Логвиненко Л.И., Мещерякова Р.И. Сапролегниевые грибы Харьковской обл. // Укр. ботан. журн. 1971. Т. 28, вып. 1. С. 84—91.
- Мещерякова Р.И., Логвиненко Л.И. До вивчення фікоміцетів сфагнових боліт Харківської області // Вісн. Харків. ун-ту. № 69. Біологія. 1971. Вып. 3. С. 33—36.
- Миллер. Список водных грибов, найденных летом 1903 г. в Бологом // Тр. Пресноводной биол. станции. СПб., 1906. С. 1—5.
- Міловцова М.О. Водяні гриби Харькова та його околиць // Тр. Ін-ту ботаніки Харків. ун-ту. 1935. Т. 1. С. 28—37.
- Мілько О.О. Гриби, виділені з води радянської ділянки р. Дунаю // Мікробіол. журн. 1965. Т. 27, № 3. С. 38—44.

- Милюко А.А. Систематика рода *Saprolegnia* // Микология и фитопатология. 1979. Т. 13, вып. 4. С. 288—294.
- Милюко А.А. Грибы рода *Saprolegnia* (Phycomycetes) // Тр. Ин-та биологии внутр. вод АН СССР. 1982. № 46/49. С. 33—56.
- Милюко А.А. Систематика рода *Achlya* // Микология и фитопатология. 1983. Т. 17, вып. 4. С. 289—296.
- Милюко А.А. Грибы рода *Achlya* (Mastigomycotina, Saprolegniaceae) // Тр. Ин-та биологии внутр. вод АН СССР. 1985. № 52/55. С. 138—173.
- Милюко А.А., Белякова Л.А. Видовой состав грибов реки Волги // Микробиология. 1968. Т. 37, № 5. С. 944—946.
- Морозова-Водяницкая Н.В. Эпидемическое заболевание морской травы zostеры в Черном море // Природа. 1938. № 1. С. 23—25.
- Наумов Н.А. Флора грибов Ленинградской области. 1. Архимидеты и фикомицеты. Л.: Наука, 1954. 69 с.
- Наумова Н.Н. Новые для Ленинградской области виды сапролегниевых грибов // Ботан. материалы Отд. споровых растений БИН АН СССР. 1955. Т. 10. С. 134—137.
- Осипян Л.Л., Айрапетян О.Г., Камалян А.Ц. Материалы к флоре водных грибов Центральной Армении // Учен. зап. Ереван. ун-та. 1974. Вып. 2. С. 122—125.
- Пыстина К.А. Влияние стеролов и растительных масел на рост и половую репродукцию грибов рода *Rhizium* Pringsh. // Микология и фитопатология. 1973. Т. 7, вып. 6. С. 493—498.
- Пыстина К.А. Новые для СССР виды грибов пор. Saprolegniales Schroet. // Микология и фитопатология. 1982а. Т. 16, вып. 6. С. 501—503.
- Пыстина К.А. Низшие грибы в водоемах Ленинградской области и Карелии (о. Валаам) // Новости систематики низших растений. Л., 1982б. Т. 19. С. 84—87.
- Пыстина К.А. Низшие грибы в водоемах Ленинградской области и Карелии. II // Новости систематики низших растений. Л., 1983. Т. 20. С. 93—98.
- Пыстина К.А. Низшие грибы в водоемах Алтайского заповедника // Новости систематики низших растений. Л., 1988. Т. 25. С. 97—101.
- Пыстина К.А. Водные оомицеты Сихотэ-Алинского заповедника // Водоросли, лишайники, грибы и мохообразные в заповедниках РСФСР. М., 1989. С. 26—29.
- Пыстина К.А. Водные оомицеты Дальнего Востока. I // Криптогамические исследования на Дальнем Востоке. Владивосток, 1990. С. 60—71.
- Пыстина К.А. Новые для Узбекистана водные оомицеты // Новости систематики низших растений. СПб., 1993. Т. 29. С. 58—67.
- Сербинов И.Л. К морфологии и биологии *Lagenidium sacculoides* sp. n. // Защита растений. 1925. № 2. С. 84—87.
- Флоринская А.А. Морфологическая вариабельность оогониев у *Saprolegnia ferax* (Gruith.) Thuret. // Микология и фитопатология. 1968. Т. 2, вып. 2. С. 151—158.
- Флоринская А.А. Материалы по видовому составу и экологии плесневых грибов — возбудителей сапролегниозов рыб Ленинградской обл. // Изв. ГосНИОРХ. 1969. Т. 69. С. 103—123.
- Шкорбатов Л.А. Новые разновидности из Oomycetes, найденные в окрестностях г. Харькова // Ботан. материалы Ин-та споровых растений Гл. Ботан. сада РСФСР. Пг., 1923. Т. 2, вып. 3. С. 34—36.
- Шкорбатов Л.А. Материалы к изучению водных грибов Харьковской губернии // Научн. записки. Биол. Харьков, 1927. № 1. С. 73—85.
- Яценко Т.А. Оомицеты водоемов и водотоков Крыма // Гидробиол. журн. Киев, 1992а. Т. 28, № 6. С. 32—39.
- Яценко Т.А. Низшие почвенно-водные грибы Никитского ботанического сада в материалах профессора В.Хенка // Микология и фитопатология. 1992б. Т. 26. С. 407—418.
- Ячевский А.А. Каталог грибов Смоленской губернии, собранных в 1892 и 1894 гг. М., 1895. № 1. С. 1—21.
- Ainsworth G.C. Ainsworth and Bisby's dictionary of the fungi. 6th ed. Kew (Surrey), 1971. 631 P.
- Ainsworth G.C., Sparrow F.K. jr., Sussman A.S. The Fungi. IV B. New York; London: Acad. Press, 1973. P. 83—163.
- Alabi R.O. Thraustothecoid sporangium formation in the Saprolegniaceae from Nigeria // Trans. Brit. Mycol. Soc. 1972. Vol. 58. P. 519—521.

- Alderman D.J., Harrison J.L., Bremer G.B., Jones E.B.G.** Taxonomic revisions in the marine biflagellate fungi: the ultrastructural evidence // *Mar. Biol.* 1974. Bd 25, N 4. S. 345—357.
- Alderman D.J., Polglase J.L.** A comparative investigation of the effects of fungicides on *Saprolegnia parasitica* and *Aphanomyces astaci* // *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 1984. Vol. 83. P. 313—318.
- Aliaga G.R., Ellzey J.T.** Ultrastructural localization of acid phosphatase and alkaline phosphatase within oogonia of *Achlya recurva* // *Mycologia*. 1984. Vol. 76. P. 85—98.
- Apinis A.** Fertilization of oospheres by planogametes in *Saprolegniaceae* // *Acta Horti Bot. Univ. Latv.* 1935. Vol. 8. P. 103—110.
- Armbruster B.L., Weisenseel M.H.** Ionic currents traverse growing hyphae and sporangia of the mycelial water mould *Achlya debaryana* // *Protoplasma*. 1983. Vol. 115, N 1. P. 65—69.
- Aronson J.M., Fuller M.S.** Cell wall structure of the marine fungus, *Atkinsiella dubia* // *Arch. Mikrobiol.* 1969. Bd 68. S. 295—305.
- Aronson J.M., Lin C.C.** Hyphal wall chemistry of *Leptomitius lacteus* // *Mycologia*. 1978. Vol. 70, N 2. P. 363—369.
- Arsenault G.P., Biemann K., Barksdale A. W., McMorris T.C.** The structure of antheridiol — a sex hormone in *Achlya bisexualis* // *J. Amer. Chem. Soc.* 1968. Vol. 90. P. 5635—5636.
- Barbier J.** Dégradation de la reproduction asexuée de l'*Achlya flagellata* Coker, soumis à des potentiels d'oxydo-réduction compris entre + 310 et + 30 mV // *C.r. Acad. sci. D* 285. 1977. N 6. P. 653—656.
- Barksdale A.W.** The uptake of exogenous hormone A by certain strains of *Achlya* // *Mycologia*. 1963. Vol. 55. P. 164—171.
- Barksdale A.W.** *Achlya ambisexualis* and a new cross-conjugating species of *Achlya* // *Mycologia*. 1965. Vol. 57. P. 493—501.
- Barksdale A.W.** Segregation of sex in the progeny of a selfed heterozygote of *Achlya bisexualis* // *Mycologia*. 1966. Vol. 58. P. 802—804.
- Barksdale A.W.** Meiosis in the antheridium of *Achlya ambisexualis* E 87 // *J. Elisha Mitchell Sci. Soc.* 1968. Vol. 84. P. 181—194.
- Barksdale A.W.** Nutrition and antheridiol-induced branching in *Achlya ambisexualis* // *Mycologia*. 1970. Vol. 62. P. 411—421.
- Barr D.J.S., Desaulniers N.L.** Ultrastructure of the *Lagena radiculicola* zoospore, including a comparison with the primary and secondary *Saprolegnia* zoospores // *Can. J. Bot.* 1987. Vol. 65. P. 2161—2176.
- Barron G.L.** Nematophagous fungi: *Protascus* and its relationship to *Myzocyttium* // *Can. J. Bot.* 1977. Vol. 55. P. 819—824.
- Barron G.L.** A new *Gonimochaete* with an oospore state // *Mycologia*. 1985. Vol. 77. P. 17—23.
- Batko A.** *Zarys Hydromicologii*. Warszawa, 1975. 478 s.
- Batko A.** Further observations on *Nellymyces megaceros* and its parasite — *Rozellopsis uliginosa* sp. nov. // *Acta mycologica*. 1977. T. 13, N 2. S. 322—323.
- Beakes G.W.** Electron microscopic study of oospore maturation and germination in an emasculata isolate of *Saprolegnia ferax*. 1. Gross changes // *Can. J. Bot.* 1980. Vol. 58. P. 182—194; 2. Wall differentiation // *Ibid.* P. 195—208; 3. Changes in organella status and associations // *Ibid.* P. 209—227; 4. Nuclear cytology // *Ibid.* P. 228—240.
- Beck S.J., Erb K.** Facultative parasitism of *Spirogyra* sp. (Chlorophyta) by *Saprolegnia astrophora* and *Pythium gracile* (Eumycota, Oomycetes) // *J. Phycol.* 1984. Vol. 20, N 1. P. 13—19.
- Behrens A.** Zytologische Untersuchungen an *Rhipidium europaeum* (Cornu) Minden // *Planta. Archiv wiss. Bot.* 1931. Bd 13, N 4. S. 745—777.
- Berg L.R., Patterson G. W., Lusby W.R.** Co-occurrence of Δ^5 - and Δ^7 -sterols in the fungus *Dictyuchus monosporus* // *Phytochemistry*. 1985. Vol. 24, N 3. P. 616—618.
- Bertke C.C., Aronson J.M.** Hyphal wall composition in *Apodachlyella completa* // *Curr. Microbiol.* 1980. Vol. 4, N 4. P. 235—238.
- Bessey E.A.** Morphology and taxonomy of fungi. Blakiston (Philadelphia), 1950. XIII + 791 p.
- Bishop H.** A study of sexuality in *Sapromyces reinshii* // *Mycologia*. 1940. Vol. 32. P. 505—529.
- Bland C.E., Amerson H.V.** Electron microscopy of zoosporogenesis in the marine phycomycete *Lagenidium callinectes* Couch // *Arch. Mikrobiol.* 1973. Bd 94. S. 47—64.
- Bortnick R.N., Powill M.J., Bangert T.N.** Zoospore fine structure of the parasite *Olpidiopsis saprolegniae* variety *saprolegniae* (Oomycetes, Lagenidiales) // *Mycologia*. 1985. Vol. 77. P. 861—879.

- Brunt S., Silver C.** Cellular localization of steroid hormone-regulated proteins during sexual development in *Achlya* // *Exp. Cell Res.* 1986. Vol. 165, N 2. P. 306–319.
- Bryant T.R., Howard K. L.** Meiosis in the Oomycetes. I. A microspectrophotometric analysis of nuclear deoxyribonucleic acid in *Saprolegnia terrestris* // *Amer. J. Bot.* 1969. Vol. 56. P. 1075–1083.
- Bryant T.R., Howard K.L.** Meiosis in the Oomycetes. II. A microspectrophotometric analysis of DNA in *Apodachlya brachynema* // *Mycologia.* 1971. Vol. 63. P. 58–69.
- Butler E.G.** An account of the genus *Pythium* and some Chytridiaceae // *Mem. Dept. Agr. India. Bot. Ser.* 1907. N 1. P. 1–160.
- Carlson M.C.** Gametogenesis and fertilization in *Achlya racemosa* // *Ann. Bot.* 1929. N 43. P. 111–113.
- Cavalier-Smith T.** Eukaryote kingdoms: seven or nine? // *Bio-Systems.* 1981. Vol. 14, N 3–4. P. 461–481.
- Cejp K.** Flora ČSR. 1. Oomycetes. Praha, 1959. 475 p.
- Cerenius L.** Morphology and physiology of the differentiation process in an aquatic fungus, *Aphanomyces astaci* // *Acta Univ. upsal. Abstrs Uppsala Diss. Sci.* 1985. N 783. 29 p.
- Cerenius L., Soderhall K.** Repeated zoospore emergence from isolated spore cysts of *Aphanomyces astaci* // *Exp. Mycology.* 1984. Vol. 8. P. 370–377.
- Cerenius L., Olson L.W., Lange L., Soderhall K.** The secondary zoospore of *Aphanomyces astaci* and *A. laevis* (Oomycetes, Saprolegniales) // *Nord. J. Bot.* 1984. Vol. 4, N 5. P. 697–706.
- Chamberlain A.H.L., Moss S.T.** The traustochytrids: a protist group with mixed affinities // *Bio-Systems.* 1988. Vol. 21, N 3–4. P. 841–849.
- Chiou T.-S., Chang H.-S.** Aquatic Phycomycetes of Taiwan. II // *Bot. Bull. Acad. Sinica.* 1976. Vol. 17. P. 37–53.
- Chowdhry P.N., Aggarwal G.P.** Studies in seasonal variations on aquatic fungi from Delhi // *Indian Phytopathol.* 1980. Vol. 33. P. 614–615.
- Clausz J.C.** Experimentally induced changes in oogonial structure and oospore germination in the water mold, *Achlya hypogyna* // *ASB Bull.* 1966. N 13. P. 1–32.
- Clausz J.C.** Factors affecting oogenesis and oospore germination in *Achlya hypogyna* // *J. Elisha Mitchell Sci. Soc.* 1968. Vol. 84. P. 199–206.
- Clausz J.C.** Factors affecting mycelial growth, lipid content and fatty-acid composition in *Achlya flagellata* // *Mycologia.* 1979. Vol. 71. P. 293–304.
- Coker W.C.** The Saprolegniaceae, with notes on other molds. Chapel Hill: Univ. North Carolina Press, 1923. 201 p.
- Coker W.C., Leitner J.** New species of *Achlya* and *Apodachlya* // *J. Elisha Mitchell Sci. Soc.* 1938. Vol. 54. P. 311–318.
- Coker W.C., Matthews V.D.** Blastocladales, Monoblepharidales, Saprolegniales // *North Amer. Flora.* 1937. Vol. 2, pt 1. P. 3–76.
- Cooper G.O.** A cytological study of fertilization of *Achlya hypogyna* Coker and Pemberton // *Trans. Wisconsin Acad. Sci.* 1929. Vol. 24. P. 303–308.
- Cottingham C.K., Mullins J.T.** The preliminary characterization of the β -glucosidases in *Achlya ambisexualis* // *Mycologia.* 1985. Vol. 77. P. 381–389.
- Couch J.N.** Notes on the genus *Aphanomyces*, with a description of a new semiparasitic species // *J. Elisha Mitchell Sci. Soc.* 1926. Vol. 41. P. 213–226.
- Couch J.N.** The development of the sexual organs in *Leptolegnia caudata* // *Amer. J. Bot.* 1932. Vol. 19. P. 584–599.
- Cunningham J.L., Hagedorn D.J.** Note of *Aphanomyces euteiches* // *Mycologia.* 1960. Vol. 52. P. 652–654.
- Czeczuga B., Proba D.** The characteristics of the environment of *Sommerstorffia spinosa* (Oomycetes: Saprolegniales), a parasite of certain rotifers // *Mycologia.* 1980. Vol. 72. P. 702–704.
- Czeczuga B., Woronowicz L., Brzozowska K.** Studies of aquatic fungi. VI. Aquatic fungi of two forest brooks // *Nova Hedwigia.* 1986. Vol. 43, N 3–4. P. 459–465.
- Dick M.W.** *Saprolegnia asterophora* de Bary (1860) // *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 1960. Vol. 43. P. 597–602.
- Dick M.W.** A note on the occurrence and host range of *Aphanomyces parasiticus* // *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 1964a. Vol. 47. P. 627–628.
- Dick M.W.** *Apodachlyella completa* (Humphrey) Indoh // *J. Linn. Soc. (Bot.).* 1964b. Vol. 58. P. 57–62.
- Dick M.W.** The *Scoliolegnia asterophora* aggregate, formerly *Saprolegnia asterophora* De Bary (Oomycetes) // *Bot. J. Linn. Soc.* 1969a. Vol. 62. P. 255–266.

- Dick M.W.** *Achlya hypogyna* — an aggregate, or a polymorphic species? // *Mycologia*. 1969b. Vol. 61, N 5. P. 1002—1008.
- Dick M.W.** *Leptolegniaceae*, fam. nov. // *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 1971. Vol. 57. P. 417—625.
- Dick M.W.** Morphology and taxonomy of the Oomycetes with special reference to the Saprolegniaceae, Leptomitaceae and Pythiaceae. II. Cytogenetic systems // *New Phytol.* 1972. Vol. 71. P. 1151—1159.
- Dick M.W.** *Saprolegniales* // *Ainsworth G.C., Sparrow F.K.Jr., Sussman A.S. The Fungi. IV B.* New York; London: Acad. Press, 1973. P. 113—144.
- Dick M.W.** A new family and a new genus for two taxa previously assigned to *Apodachlyella completa* (J.E. Humphrey) H. Indoh (*Peronosporomycetidae: Leptomitales*) // *Bot. J. Linn. Soc.* 1986. Vol. 93. P. 262—265.
- Diehl H.** Beiträge zur Biologie von *Olpidiopsis saprolegniae* Barrett // *Zbl. Bakteriол. Parasitenk. Infektionskrankh. II.* 1935. Bd 92. S. 229—249.
- Domnas A., Jaronski S., Hanton N.K.** The zoospore and flagellar mastigonemes of *Lagenidium giganteum* (Oomycetes, Lagenidiales) // *Mycologia*. 1986. Vol. 78. P. 810—817.
- Drechsler C.** The beet water mold and several related root parasites // *J. Agr. Res.* 1929. Vol. 38. P. 309—361.
- Drechsler C.** Three new Zoopagaceae subsisting on soil amoebae // *Mycologia*. 1946. Vol. 38. P. 120—143.
- Duddington C.L.** Nematode — destroying fungi in agricultural soils // *Nature*. 1954. Vol. 73. P. 500—501.
- Edwards P.** A classification of plants into higher taxa based on cytological and biochemical criteria // *Taxon*. 1976. Vol. 25, N 5—6. P. 529—542.
- Elliot R.F.** Morphological variation in New Zealand *Saprolegniaceae*. 2. *Saprolegnia terrestris* Cookson and *S. australis* sp. nov. // *New Zealand J. Bot.* 1968. Vol. 6. P. 96—105.
- Ellzey J.T.** Ultrastructural observations of meiosis within antheridia of *Achlya ambisexualis* // *Mycologia*. 1974. Vol. 66. P. 32—47.
- Emerson R.** Current trends of experimental research on the aquatic Phycomycetes // *Ann. Rev. Microbiol.* 1950. Vol. 4. P. 169—200.
- Emerson R., Held A.A.** *Aqualinderella fermentans* gen. et sp. nov., a phycomycete adapted to stagnant waters. II. Isolation, cultural characteristics, and gas relations // *Amer. J. Bot.* 1969. Vol. 56. P. 1103—1120.
- Emerson R., Weston W.H.** *Aqualinderella fermentans* gen. et sp. nov., a phycomycete adapted to stagnant waters. I. Morphology and occurrence in nature // *Amer. J. Bot.* 1967. Vol. 54. P. 702—719.
- Fletcher J.** Effect of calcium chloride concentration on growth and sporulation of *Saprolegnia terrestris* Cookson ex Seymour // *Ann. Bot.* 1979a. Vol. 44, N 5. P. 589—594.
- Fletcher J.** Psychrophilic *Saprolegniaceae*? // *Bull. Brit. Mycol. Soc.* 1979b. Vol. 13, N 2. P. 125.
- Fletcher J.** Self-parasitism of oogonia and developing oospores in *Saprolegnia diclina* // *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 1981. Vol. 77. P. 429—432.
- Fletcher J.** Localization of ATPases in oogonia of *Saprolegnia diclina* // 22 Annu. Conf. Electron Microsc. Soc. South Afr., Univ. Witwatersrand. Johannesburg, 1983. Vol. 13. P. 77—78.
- Fox N.C., Wolf F.T.** Enzymes of *Dictyuchus monosporus* // *Mycologia*. 1977. Vol. 69. P. 263—270.
- Fox N.C., Coniglio J.G., Wolf F.T.** Lipid composition and metabolism in oospores and oospheres of *Achlya americana* // *Exp. Mycology*. 1983. Vol. 7. P. 216—226.
- Frances S.P., Sweeney A.W., Humber R.A.** *Crypticola clavulifera* gen. et sp. nov. and *Lagenidium giganteum*: oomycetes, pathogenic for dipterans infesting leaf axils in an Australian rain forest // *J. Invertebr. Pathol.* 1989. Vol. 54, N 1. P. 103—111.
- Gotelli D., Hanson L.C.** An ultrastructural investigation of the zoospore of *Sapromyces androgynus* (Oomycetes, Leptomitales) // *Mycologia*. 1987. Vol. 79. P. 745—752.
- Griffin D.H., Timberlake W.E., Cheney J.C.** Regulation of macromolecular synthesis, colony development, and specific growth rate of *Achlya bisexualis* during balanced growth // *J. Gen. Microbiol.* 1974. Vol. 80. P. 381—388.
- Hallet I.C., Dick M.W.** Intraspecific variation in zoospore cyst size in *Saprolegnia anisospora* // *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 1976. Vol. 66. P. 179—183.
- Hallet I.C., Dick M.W.** Fine structure of zoospore cyst ornamentation in the *Saprolegniaceae* and *Pythiaceae* // *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 1986. Vol. 86. P. 457—463.
- Harold R.L., Harold F.M.** Ionophores and cytochalasins modulate branching in *Achlya bisexualis* // *J. Gen. Microbiol.* 1986. Vol. 132, N 1. P. 213—219.

- Hawksworth D.L., Sutton B.C., Ainsworth G.C. Ainsworth and Bisby's dictionary of the fungi. 7th ed. Kew (Surrey), 1983. 445 p.
- Heath I.B. Mitosis in the fungus *Thraustotheca clavata* // J. Cell Biol. 1974. Vol. 60. P. 204—220.
- Heath I.B. The nuclear cycle of the fungus *Saprolegnia ferax* // Eur. J. Cell Biol. 1980. Vol. 22, N 1. P. 309—311.
- Heath I.B., Greenwood A.D. Wall formation in the Saprolegniales. II. Formation of cyst by the zoospores of *Saprolegnia* and *Dictyuchus* // Arch. Microbiol. 1970. Bd 75, N 1. S. 67—79.
- Heath I.B., Greenwood A.D. Ultrastructural observations on the kinetosomes and golgi bodies during the asexual life cycle of *Saprolegnia* // Z. Zellforsch. 1971. Bd 12. S. 371—389.
- Held A.A. Nutrition and fermentative energy metabolism of the water mold *Aqualinderella fermentans* // Mycologia. 1970. Vol. 62. P. 339—357.
- Held A.A., Emerson R. Oogonium production in *Aqualinderella fermentans* // Mycologia. 1970. Vol. 62. P. 359—364.
- Herman R.P., Hamber M. Properties of the soluble arachidonic acid 15-lipoxygenase and 15-hydroperoxide isomerase from the oomycete *Saprolegnia parasitica* // Prostaglandins. 1987. Vol. 34, N 1. P. 129—139.
- Hill T.W., Mullins J.T. Hyphal tip growth in *Achlya*: enzyme activities in mycelium and medium // Can. J. Bot. 1979. Vol. 57. P. 2145—2149.
- Hill T.W., Mullins J.T. Association of UDPG transferase activity with cell walls of *Achlya ambisexualis* // Mycologia. 1982. Vol. 74. P. 851—854.
- Hoch H.C., Mitchell J.E. The ultrastructure of zoospores of *Aphanomyces euteiches* and their encystment and subsequent germination // Protoplasma. 1972. N 75. P. 113—138.
- Hoch H.C., Mitchell J.E. The effects of osmotic water potentials on *Aphanomyces euteiches* during zoosporogenesis // Can. J. Bot. 1973. Vol. 51. P. 413—420.
- Höhnk W. Saprolegniales und Monoblepharidales aus der Umgebung Bremens mit besonderer Berücksichtigung der Oekologie der Saprolegniaceae // Abh. Naturwiss. Ver. Bremen. 1935a. N 29. S. 207—237.
- Höhnk W. Zur Cytologie der Oogon und Entwicklung bis *Saprolegnia ferax* (Gruith.) Thuret // Abh. Naturwiss. Ver. Bremerh. 1935b. N 29. S. 308—323.
- Holloway S., Heath J.B. Observations on the mechanism of flagellar retraction in *Saprolegnia terrestris* // Can. J. Bot. 1974. Vol. 52. P. 939—942.
- Holub E.B., Grau C.R., Parke J.L. Evolution of the forma specialis concept in *Aphanomyces euteiches* // Mycol. Res. 1991. Vol. 95. P. 147—157.
- Hood M.A., Robinson P.M. Formation of aerial hyphae in *Saprolegnia ferax* // Mycol. Res. 1989. Vol. 93. P. 101—105.
- Howard K.L., Moore R.T. Ultrastructure of oogenesis in *Saprolegnia terrestris* // Bot. Gaz. 1970. Vol. 131, N 4. P. 311—336.
- Huizar H.E., Aronson J.M. Aspects of cellulose deposition and chitin biosynthesis in the Leptomitaceae // Mycologia. 1986. Vol. 78. P. 489—492.
- Jacobs R.P.W.M. The genus *Apodachlya* // Antonie van Leeuwenhoek. Ned. Tijdschr. Hyg. 1982. Vol. 48, N 4. P. 389—400.
- Jaczewski A.A. IV Série de matériaux pour la flore Mycologique du Gouvernement de Smolensk // Bull. Soc. Imp. Nat. Moskow. 1897. Vol. 11. P. 421—436.
- Jeffrey C. Thallophytes and kingdoms: a critique // Kew Bull. 1971. Vol. 25, N 2. P. 291—299.
- Jeffrey C. Kingdoms, codes and classification // Kew Bull. 1982. Vol. 37, N 3. P. 403—416.
- Johnson T.W.J. The asexual stage of *Apodachlya minima* // Trans. Brit. Mycol. Soc. 1955. Vol. 38. P. 415—418.
- Johnson T.W.J. The genus *Achlya*: morphology and taxonomy. Ann Arbor: Univ. Michigan Press, 1956. 180 p.
- Johnson T.W.J. Aquatic fungi of Iceland: *Olpidiopsis Cornu* // J. Elisha Mitchell Sci. Soc. 1972. Vol. 88. P. 83—91.
- Johnson T.W.J. Aquatic fungi of Iceland — biflagellate species // Acta Nat. Islandica. 1974. Vol. 23. P. 1—40.
- Johnson T.W.J. Aquatic fungi of Scandinavia: species of *Brevilegnia* // Mycologia. 1977a. Vol. 69, N 2. 287—298.
- Johnson T.W.J. Aquatic fungi of Scandinavia: species of *Olpidiopsis* // Norw. J. Bot. 1977b. Vol. 24, N 4. P. 255—268.
- Johnson T.W.J., Rogers A.L., Beneke E.S. Aquatic fungi of Iceland: comparative morphology of *Achlya radiosa*, *A. pseudoradiosa* and *A. stellata* // Mycologia. 1975. Vol. 67. P. 108—119.

- Kanouse B.B.** A physiological and morphological study of *Saprolegnia parasitica* // *Mycologia*. 1932. Vol. 24. P. 431—452.
- Karling J.S.** The simple holocarpic biflagellate phycomycetes. New York, 1942. X + 123 p.
- Karling J.S.** *Sommerstorffia spinosa* Arnaudov // *Mycologia*. 1952. Vol. 44, N 3. P. 387—412.
- Karling J.S.** Zoosporic fungi of Oceania. II. Two saprophytic species of *Aphanomycopsis* // *Mycologia*. 1968a. Vol. 60, N 2. P. 271—284.
- Karling J.S.** Some zoosporic fungi of New Zealand. XIII. *Traustochytriaceae*, *Saprolegniaceae* and *Pythiaceae* // *Sydowia*. 1968b. Vol. 20. P. 266—234.
- Karling J.S.** Predominantly holocarpic and eucarpic simple biflagellate phycomycetes. Ed. 2nd. Vaduz, Liechtenstein: J. Cramer 1981. 252 p.
- Kasanowsky V.** *Aphanomyces laevis* de Bary I. Entwicklung der Sexualorgane und Befruchtung // *Ber. Dtsch. bot. Ges.* 1911. N 29. S. 210—228.
- Kauffman C.H.** A contribution to the physiology of the *Saprolegniaceae*, with special reference to variations of sexual organs // *Ann. Bot. London*. 1908. Vol. 22. P. 361—387.
- Kauffman C.H.** *Isoachlya*, a new genus of the *Saprolegniaceae* // *Amer. J. Bot.* 1921. Vol. 8, N 3. P. 231—237.
- King C.A.** Observations on the cytology of *Araiospora pulchra* Thaxter // *Proc. Boston Soc. Nat. Hist.* 1903. Vol. 31, N 5. P. 211—245.
- Klebs G.** Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze. II. *Saprolegnia mixta* de Bary // *Jahrb. wiss. Bot.* 1899. N 33. S. 71—151.
- Krause R.** Bildung der oogonien bei *Saprolegnia ferax* (Gruith.) Thuret // *Arch. Microbiol.* 1960. Bd 36. S. 373—386.
- Kreisel H.** Grundzuge eines natürlichen Systems der Pilze. Jena: G. Fischer, 1969. 245 S.
- Langsam D.M.** *Achlya bispora*: a taxonomic reassessment of *Brevilegnia bispora* // *Mycologia*. 1986. Vol. 78. P. 600—604.
- Langsam D.M.** Notes on the genus *Brevilegnia*: two excluded taxa // *Mycologia*. 1987. Vol. 79. P. 323—324.
- Lasure L.L., Griffin D.H.** Inheritance of sex in *Achlya bisexualis* // *Amer. J. Bot.* 1975. Vol. 62. P. 216—220.
- Law D.J., Rozek C.E., Timberlake W.E.** Polyadenylate metabolism in *Achlya ambisexualis* // *Exp. Mycol.* 1978. Vol. 2. P. 198—210.
- Lee H., Swafford J.R., Aronson J.M.** Architecture and deposition of cellulose granules in *Apodachlya* sp. // *Mycologia*. 1976. Vol. 68, N 2. P. 87—88.
- Leedale G.F.** How many are the kingdoms of organisms? // *Taxon*. 1974. Vol. 23. P. 261—270.
- Lie T., Laane M.** The nuclear division during gametangiogenesis in *Achlya radiosa* (*Saprolegniaceae*, *Oomycetes*) // *Norw. J. Bot.* 1979. Vol. 26, N 2. P. 141—148.
- Lin C.C., Aronson J.M.** Chitin and cellulose in the cell walls of the oomycete, *Apodachlya* sp. // *Arch. Microbiol.* 1970. Bd 72, N 1. S. 111—114.
- Lin C., Sicher R.C., Aronson J.M.** Hyphal wall chemistry in *Apodachlya* // *Arch. Microbiol.* 1976. Bd. 108, N 1. S 85—91.
- Longcore J.E., Brooks J. L., Homola R. L.** *Apodachlyella* reexamined // *Mycologia*. 1987. Vol. 79. P. 621—626.
- Lund A.** Studies on Danish freshwater phycomycetes and notes on their occurrence particularly relative to the hydrogen ion concentration of the water // *Kgl. danske vid. Selsk. Skrifter, Naturv. Math., Afd. IX*. 1934. Bd 6, N 1. S. 1—97.
- MacLeod H., Horgen P.A.** Germination of asexual spores of the aquatic fungus, *Achlya bisexualis* // *Exp. Mycol.* 1979. Vol. 3. P. 70—82.
- Manavathu E.K., Thomas D.S.** Chemotropism of *Achlya ambisexualis* to methionine and methionyl compounds // *J. Gen. Microbiol.* 1985. Vol. 131, N 4. P. 751—756.
- Margulis L.** Five kingdoms classification and the origin and the evolution of cells // *Evol. Biol.* 1974. N 7. P. 45—78.
- Martin R.W., Miller Ch.E.** Host range and taxonomy of *Olpidiopsis varians* // *Mycotaxon*. 1985. Vol. 24, Oct.-Decemb. P. 411—418.
- Martin R.W., Miller Ch.E.** Ultrastructure of mitosis in the endoparasite *Olpidiopsis varians* // *Mycologia*. 1986a. Vol. 78. P. 11—21.
- Martin R.W., Miller C.E.** Ultrastructure of zoosporogenesis in the endoparasite *Olpidiopsis varians* // *Mycologia*. 1988b. Vol. 78. P. 230—241.
- Matthews A.C.** Cytological observations on zoospore formation in *Leptolegnia caudata* De Bary // *J. Elisha Mitchell Sci. Soc.* 1932. Vol. 47. P. 281—292.
- McGillivray A.M., Gow N.A.R.** Applied electrical fields polarize the growth of mycelial fungi // *J. Gen. Microbiol.* 1986. Vol. 132, N 9. P. 2515—2525.

- McLarty D.A.** Studies in the family Woroninaceae. I. Discussion of a new species including a consideration of genera *Pseudolpidium* and *Olpidiopsis* // Bull. Torrey Bot. Club. 1941a. Vol. 68, N 1. P. 49—66.
- McLarty D.A.** Studies in the Woroninaceae. II. The cytology of *Olpidiopsis achlyae*, sp. nov. (ad. int.) // Bull. Torrey Bot. Club. 1941b. Vol. 68, N 2. P. 75—99.
- McMorris T.C., Barksdale A.W.** Isolation of a sex hormone from the water mould *Achlya bisexualis* // Nature. 1967. Vol. 215. P. 320—321.
- Meer J.P. van der, Pueschel C.M.** *Petersenia palmariae* n. sp. (Oomycetes): a pathogenic parasite of the red alga *Palmaria mollis* (Rhodophyceae) // Can.J.Bot. 1985. Vol. 63. P. 404—408.
- Mer G.S., Khulbe R.D.** Watermolds of Sat Tul (Naini Tal), India // Sydowia, 1984. Vol. 37. P. 195—207.
- Miele W.H., Linkins A.E.** Cellulase activity during the growth of *Achlya bisexualis* on glucose, cellulose and selected polysaccharides // Can. J. Bot. 1978. Vol. 56. P. 1974—1981.
- Milanez A.I.** Occurrence of *Achlya radiosa* in the Americas // Rickia. 1969. Vol. 4. P. 41—46.
- Mitchell D.J., Mitchell J.E.** O₂ and CO₂ concentration effects on the growth and reproduction of *Aphanomyces euteiches* and certain other soil-borne plant pathogens // Phytopathology. 1973. Vol. 63, N 7. P. 1053—1059.
- Money N.S., Webster J.** Water stress and sporangial emptying in *Achlya* (Saprolegniaceae) // Bot. J. Linn. Soc. London. 1985. Vol. 91, N 1—2. P. 319—327.
- Money N.S., Webster J.** Mechanism of sporangial emptying in *Saprolegnia* // Mycol. Res. 1989. Vol. 92. P. 45—49.
- Money N.P., Beakes G.W., Werster J., Wakley G.** Rudimentary flagella in sporangiospores of *Achlya* // Trans. Brit. Mycol. Soc. 1987. Vol. 89. P. 108—114.
- Monsma E.J.** A study of the water moulds of the Lydell state fish hatchery at Comstock Park, Michigan // Pap. Michigan Acad. Sci. Arts and Letters. 1937. Vol. 22. P. 165—182.
- Mucke M.** Zur Kenntnis der Entwicklung und Befruchtung von *Achlya polyandra* de Bary // Ber. Dtsch. Bot. Ges. 1908. N 26. S. 367—378.
- Nagai M.** Studies on Japanese Saprolegniaceae // J. Fac. Agr. Hokkaido Univ. 1931. Vol. 32. P. 1—43.
- Nagai M., Takahashi T.** Electron microscope observations on the zoospores of *Saprolegnia diclina* // Mycol. Soc. Japan Trans. 1962. Vol. 3. P. 19—23.
- Nees von Essenbeck C.G.** Zusatz zu: Carus C.G. Beitrag zur Geschichte der unter Wasser an verwesenden Thierkorpen sich erzeugenden Schimmel — oder Algen — Gattungen // Nova Acta Acad. Leop.-Carol. 1823. Vol. 11. P. 507—522.
- Nolan R.A.** Fungal self-parasitism in *Saprolegnia megasperma* // Can. J. Bot. 1975a. Vol. 53. P. 2110—2114.
- Nolan R.A.** Physiological studies with the fungus *Saprolegnia megasperma* isolated from the fresh-water nematode *Neomesomermis fluminalis* // Can. J. Bot. 1975b. Vol. 53. P. 3032—3040.
- Nolan R.A.** Physiological studies on an isolate of *Saprolegnia ferax* from the larval gut of the blackfly *Simulium vittatum* // Mycologia. 1976. Vol. 68, N 3. P. 523—540.
- Nyhlen L., Unestam T.** Cyst and germ tube wall structure in *Aphanomyces astaci*, Oomycetes // Can. J. Microbiol. 1978. Vol. 24. P. 1296—1299.
- Olive L.S.** The Mycetozoans. New York: Acad. Press, 1975. 293 p.
- Overton S.V., Tharp T.P., Bland C.E.** Fine structure of swimming, encysting and germinating spores of *Haliphthoros milfordensis* // Can. J. Bot. 1983. Vol. 61. P. 1165—1177.
- Padgett D.E., Seymour R.L.** Variability of zoospore discharge in species of the genus *Dictyuchus* // Mycologia. 1974. Vol. 66. P. 615—627.
- Pao V.M., Aronson J.M.** Cell wall structure of *Sapromyces elongatus* // Mycologia, 1970. Vol. 62, N 2. P. 359—364.
- Papavizas G.C., Davey C.B.** Some factors affecting growth of *Aphanomyces euteiches* in synthetic media // Amer. J. Bot. 1960. Vol. 47. P. 758—764.
- Patterson P.M.** Fertilization and oogenesis in *Achlya colorata* // J. Elisha Mitchell Sci. Soc. 1927. Vol. 43. P. 108—123.
- Perkins F.O.** Phylogenetic considerations of the problematic thraustochytriaceous-labyrinthulid-dermocystidium complex based on observations of fine structure // Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerhaven. 1974. Bd 5. S. 45—63.
- Petersen H.E.** Studier over Ferskvands — Phycomyceter. Bidrag til kundskaben om de submerse Phycomycetes. Biologi og Systematik, samt om deres Udbredelse i Danmark // Bot. Tidsskr. 1909. Bd 29, N 4. S. 345—440.

- Petersen H.E.** An account of Danish freshwater phycomycetes, with biological and systematical remarks // *Ann. Mycol.* 1910. Vol. 8. P. 494—560.
- Pfender W.F., Hagedorn D.J.** *Aphanomyces euteiches* f. sp. *phaseoli*, a causal agent of bean root and hypocotyl rot // *Phytopathology*. 1982. Vol. 72, N 3. P. 306—310.
- Pickering A.D., Willoughby L.G., McGrory C.** Fine structure of secondary zoospore cyst cases of *Saprolegnia* isolates from infected fish // *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 1979. Vol. 72. P. 427—436.
- Pieters A.J.** The ferax group of the genus *Saprolegnia* // *Mycologia*. 1915. Vol. 7. P. 307—314.
- Porter D.** Cell division in the marine slime mold *Labyrinthula* sp. and the role of the bothrosome in extracellular membrane production // *Protoplasma*. 1972. Vol. 74. P. 427—448.
- Powell J.R.Jr., Scott W.W., Krieg N.R.** Physiological parameters of growth in *Saprolegnia parasitica* Coker // *Mycopathologia*. 1972. Vol. 47. P. 1—40.
- Proba D.** Appearance of *Sommerstorffia spinosa* Arnaudov in Poland // *Bull. Acad. pol. sci. Biol.* 1979. Vol. 27, N 8. P. 631—633.
- Prowse G.A.** On *Rozellopsis septigena* // *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 1951. Vol. 34. P. 400—405.
- Prowse G.A.** *Sommerstorffia spinosa* and *Zoophagus insidians* predaceous on rotifers, and *Rozellopsis inflata* the endoparasite of *Zoophagus* // *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 1954. Vol. 36. P. 134—150.
- Raghu Kumar C.** An ultrastructural study of the marine diatom *Licmophora hyalina* and its parasite *Ectrogella perforans*. II. Development of the fungus in its host // *Can. J. Bot.* 1980. Vol. 58. P. 2557—2574.
- Rahe R., Soylu E.** Identification of the pathogenic fungus causing destruction to turkish crayfish-stocks (*Astacus leptodactylus*) // *J. Invertebr. Pathol.* 1989. Vol. 54, N 1. P. 10—15.
- Raper J.R.** Heterothallism and sterility in *Achlya* and observations on the cytology of *Achlya bisexualis* // *J. Elisha Mitchell Sci. Soc.* 1936. Vol. 52. P. 274—289.
- Raper J.R.** Sexual hormones in *Achlya*. V. Hormone A¹, a male secreted augmentor or activator of hormone A // *Proc. nat. Acad. Sci.* 1942. Vol. 28. P. 509—516.
- Raper J.R.** Recent findings on sexual hormones in *Achlya* // *Amer. J. Bot.* 1949. Vol. 36. P. 814.
- Raper J.R.** Sexual hormones in *Achlya* // *Amer. Sci.* 1951. Vol. 39, N 1. P. 110—120.
- Rattan S.S., Tawfik M.M., Ismail A.L.S.** Aquatic fungi of Iraq: species of *Dictyuchus* and *Calyptralegnia* // *Sydowia*. 1978(1979). Vol. 31, N 1—6. P. 112—121.
- Reinsch P.F.** Beobachtungen über einige neue *Saprolegnieae*, über die Parasiten in Desmidiellen und über die Stachelkugeln in *Achlyaschläuchen* // *Jahrb. wiss. Bot.* 1878. Bd 11. S. 283—311.
- Reischer H.S.** A new species of *Achlya* // *Mycologia*. 1949. Vol. 41, N 2. P. 339—346.
- Reiskind J.B., Mullins J.T.** Molecular architecture of the hyphal wall of *Achlya ambisexualis* Raper. I. Chemical analyses // *Can. J. Microbiol.* 1981. Vol. 27. P. 1092—1099; II. Ultrastructural analyses and a proposed model // *Ibid.* P. 1100—1105.
- Rekabi Sijal A.A.I.** Effect of Ca on vegetative growth and sporangia production of *Achlya prolifera* Nees // *J. Biol. Sci. Res.* 1987. Vol. 18, N 3. P. 69—74.
- Richter W.** Vorarbeiten zu einer *Saprolegniaceen*flora von Marburg // *Flora*. 1937. Bd 31. S. 227—262.
- Ristanović B., Ritter-Studnička H.** Die Entwicklung von *Achlya klebsiana* Pieters auf samen verschiedenes Pflanzen // *Sydowia*. 1970(1971). Vol. 24, N 1—6. P. 32—38.
- Roberts R.E.** A study of the distribution of certain members of the *Saprolegniales* // *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 1963. Vol. 46, N 2. P. 213—224.
- Rozek C.E., Timberlake W.T.** Optimum conditions for synchronous oospore production in crosses of *Achlya ambisexualis* // *Exp. Mycol.* 1979. Vol. 3, N 4. P. 378—381.
- Saikawa M., Hoshino J.** Electron microscopy on *Sommerstorffia spinosa*, a watermold parasitic on rotifers // *Mycologia*. 1986. Vol. 78, N 4. P. 554—561.
- Saksena R.K., Bhargava K.S.** A new variety of *Isoachlya anisospora* // *Curr. Sci. (India)*. 1944. Vol. 13. P. 79.
- Salvin S.B.** Variations of specific and varietal character induced in an isolate of *Brevilegnia* // *Mycologia*. 1942. Vol. 34. P. 38—51.
- Sati S.C., Khulbe R.D.** A new host record for the fungal genus *Achlya* // *Curr. Sci. (India)*. 1981. Vol. 50, N 16. P. 313—315.
- Schade A.** The nutrition of *Leptomitosis* // *Amer. J. Bot.* 1940. Vol. 27. P. 376—384.
- Scherffel A.** Endophytische Phycomyceten-parasiten der Bacillariaceen und einige neue Monaden. Ein Beitrag zur Phylogenie der Oomyceten (Schröter) // *Arch. Protistenk.* 1925. Bd 52. S. 1—141.

- Schrader E.** Die Entwicklung von *Thraustotheca clavata* // Flora, Jena. 1938. Bd 32. S. 125—150.
- Scott W.W.** A monograph of the genus *Aphanomyces*. Blacksburg, Virginia, 1961. 95 p. (Techn. Bull. Virginia agric. Exp. Stat.; Vol. 151).
- Seymour R.L.** The genus *Saprolegnia*. Lehre, 1970. 124 p.
- Shanor L.** Observations on the development and cytology of the sexual organs of *Traustotheca clavata* (de Bary) Humph. // J. Elisha Mitchell Sci. Soc. 1937. Vol. 53. P. 119—136.
- Shanor L.** Studies in the genus *Olpidiopsis*. II. The relationships of *Pseudolpidium* Fisher and *Olpidiopsis* (Cornu) Fisher // J. Elisha Mitchell Sci. Soc. 1939. Vol. 55. P. 179—195.
- Shanor L.** Studies in the genus *Olpidiopsis*. III. Some observations on the host range of certain species // J. Elisha Mitchell Sci. Soc. 1940. Vol. 56. P. 165—176.
- Shatla M.N., Yang C.Y., Mitchell J.E.** Cytological and fine structure studies of *Aphanomyces euteiches* // Phytopathology. 1966. Vol. 56, N 8. P. 923—928.
- Sherwood W.A.** Evidence indicative of sexual hormone in *Dictyuchus*, a genus of the aquatic fungi // J. Elisha Mitchell Sci. Soc. 1965. Vol. 81. P. 75—78.
- Sherwood W.A.** Evidence for a sexual hormone in the water mould *Dictyuchus* // Mycologia. 1966. Vol. 58. P. 215—220.
- Sherwood W.A.** Some physiological and genetical aspects of heterothallism in the water mould *Dictyuchus* // Diss. Abstrs. 1968. Vol. 28, N 9B. P. 3604—3605.
- Sherwood W.A.** Sexual reactions between clonal subcultures of a strain of *Dictyuchus monosporus* // Mycologia. 1969. Vol. 61. P. 251—263.
- Sherwood W.A.** Some observations on the sexual behaviour of the progeny of six isolates of *Dictyuchus monosporus* // Mycologia. 1971. Vol. 63. P. 22—30.
- Skwartzov B.W.** Zur Kenntnis der Phycomycetes aus der Nordmandshurei, China // Arch. Protistenk. 1925. Bd 51. S. 428—433.
- Slifkin M.K.** Parasitism of *Olpidiopsis incrassata* on members of the Saprolegniaceae. I. Host range and effects of light, temperature and storage of host on infectivity // Mycologia. 1961. Vol. 53. P. 183—193.
- Slifkin M.K.** A new method for the purification and preservation of *Olpidiopsis incrassata* // Mycologia. 1962. Vol. 54. P. 105—106.
- Slifkin M.K.** Parasitism of members of the Saprolegniaceae. II. Effect of pH and host nutrition // Mycologia. 1963. Vol. 55. P. 172—182.
- Smith S.N., Armstrong R.A., Springate J., Barker G.** Infection and colonization of trout eggs by Saprolegniaceae // Trans. Brit. Mycol. Soc. 1985. Vol. 85. P. 719—764.
- Somashekar R.K., Ramaswamy S.N., Govindappa D.A.** Studies on fungi of the electroplating wastes // Nova Hedwigia. 1982(1983). Vol. 36, N 2—4. P. 725—731.
- Sorenson W.G.** A nutritional study in the *Thraustotheca*-complex of the Saprolegniaceae with special reference to its taxonomic implications // Diss. Abstrs. B. 1964. Vol. 25, N 1. P. 55—56.
- Sorenson W.G.** Notes on *Brevilegnia gracilis* and *Brevilegnia macrospora* // Mycologia. 1968. Vol. 60. P. 193—196.
- Sorokin N.W.** Quelques mots sur le developpement de l'*Aphanomyces stellatus* // Ann. Sci. Nat. Bot. 1876. Vol. 6, N 3. P. 46—52.
- Sorokin N.W.** Aperçu systématique des Chytridiacées, recoltés en Russie et dans l'Asie Centrale // Arch. Bot. Nord France. 1883. T. 2. P. 1—42.
- Sparrow F.K.jr.** Observations on the aquatic fungi of Gold Spring Harbor // Mycologia. 1932. Vol. 24. P. 268—303.
- Sparrow F.K.jr.** Observations on marine Phycomycetes collected in Denmark // Dansk Bot. Ark. 1934. Vol. 8, N 6. P. 1—24.
- Sparrow F.K.jr.** The aquatic Phycomycetes, exclusive of the Saprolegniaceae and *Pythium*. Ann. Arbor: Univ. Michigan Press, 1943. 785 p.
- Sparrow F.K.jr.** Aquatic Phycomycetes. Ann Arbor: Univ. Michigan Press, 1960. 1187 p.
- Sparrow F.K.jr.** Lagenidiales // Ainsworth G.C., Sparrow F.K.jr., Sussman A.S. The Fungi. IV B. New York; London: Acad. Press, 1973. P. 159—163.
- Sparrow F.K.jr.** Observations on two uncommon marine fungi // Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerhaven. 1974. Bd 5. S. 9—18.
- Sparrow F.K.jr., Gutter V.M.jr.** Observations on *Mindeniella spinospora* // Mycologia. 1941. Vol. 33. P. 288—293.
- Srivastava G.C.** The host range of four species of *Olpidiopsis* // Trans. Brit. Mycol. Soc. 1966. Vol. 49. P. 69—72.

- Srivastava G.C., Srivastava R.C.** Host range of *Achlya prolifera* (Nees) d By on certain freshwater teleosts // *Mycopathologia*. 1977. Vol. 61, N 1. P. 61—82.
- Srivastava R.C., Mekrani E.** *Hypophthalmichthys molitri*, a new host of *Dictyuchus sterile* // *Geobios*. 1980. Vol. 7. P. 28—29.
- Stpiczynska E.** *Saprolegnia latvica* Apinis in central Europe // *Monogr. bot.* 1963. T. 15. S. 423—425.
- Suryanarayana K., Donavan T.S. des, Bulent M.** Calmodulin from the water mold *Achlya ambisexualis*: isolation and characterization // *Cell Biol. Inf. Repts.* 1985. Vol.9, N 4. P. 389—400.
- Suzuki S.** Ecological specificity of *Achlya*, a genus of aquatic fungi in Japanese lakes // *J. Jap. Bot.* 1961. Vol. 36, N 1. P. 11—16.
- Szaniszlo P.J.** A study of the effect of light and temperature on the formation of oogonia and oospheres in *Saprolegnia diclina* // *J. Elisha Mitchell Sci. Soc.* 1965. Vol. 81. P. 10—15.
- Taylor F.J.R.** Problems in the development of an explicit hypothetical phylogeny of the lower eucaryotes // *Bio-Systems*. 1978. Vol. 10, N 11. P. 67—89.
- Tharp T.P., Bland C.E.** Biology and host range of *Haliphthoros milfordensis* // *Can. J. Bot.* 1977. Vol. 55. P. 2936—2944.
- Thiel R., Schreurs W.J.A., Harold F.M.** Transcellular ion currents during sporangium development in the water mould *Achlya bisexualis* // *J. Gen. Microbiol.* 1988. Vol. 134. P. 1089—1097.
- Thullock J.S.** A new record for *Leptomitius* from Alaska // *Torreyia*. 1934. Vol. 34. P. 43—44.
- Tiesenhausen M.** Beitrage zur Kenntnis der Wasserpilze der Schweiz // *Arch. Hydrobiol. Planktonk.* 1912. Bd 7. S. 261—308.
- Tiffney W.N.** The host range of *Saprolegnia parasitica* // *Mycologia*. 1939. Vol. 31. P. 310—321.
- Tokunaga Y.** Notes on the Lagenidiaceae in Japan // *Trans. Sapporo Nat. Hist. Soc.* 1934. Vol. 13. P. 227—232.
- Ulken A., Jackle J., Bahaweg G.** Morphology, nutrition and taxonomy of an *Aplanochytrium* sp. from the Sargasso Sea // *Mar. Biol.* 1985. Bd 85, N 1. S. 89—95.
- Warren C.O., Harvin N., Turner W.** Lactic acid fermentation in *Achlya ambisexualis* (order Saprolegniales) // *ASB Bull.* 1968. Vol. 15, N 58. P. 1—58.
- Warren C.O., Mullins J.T.** Respiratory metabolism in *Achlya ambisexualis* // *Amer. J. Bot.* 1969. Vol. 56. P. 1135—1142.
- Weston W.H.** Repeated zoospore emergence in *Dictyuchus* // *Bot. Gaz.* 1919. Vol. 68. P. 287—296.
- Weston W.H.** Heterothallism in *Sapromyces reinschii*. Preliminary note // *Mycologia*. 1938. Vol. 30. P. 245—253.
- Whiffen A.J.** A discussion of some species of *Olpidiopsis* and *Pseudolpidium* // *Amer. J. Bot.* 1942. Vol. 29. P. 607—611.
- Whiffen A.J.** Two new terricolous Phycomycetes belonging to the genera *Lagenidium* and *Blastocladiella* // *J. Elisha Mitchell Sci. Soc.* 1946. Vol. 62. P. 54—58.
- Williamson H.R., Pesach B.Y.** The synaptonemal complexes of *Achlya recurva* (Oomycetes): Karyotype analysis and three-dimensional reconstruction of pachytene nuclei in antheridia and oogonia // *J. Bot.* 1991. Vol. 69. P. 1384—1395.
- Willoughby L.C., Roberts R.J.** Occurrence of the sewage fungus *Leptomitius lacteus*, a necrotroph on perch (*Perca fluviatilis*) in Windermere // *Mycol. Res.* 1991. Vol. 95. P. 755—758.
- Wolf F.T.** Cytological observations on gametogenesis and fertilization in *Achlya flagellata* // *Mycologia*. 1938. Vol. 30. P. 456—467.
- Wolf F.T.** The aquatic Oomycetes of Wisconsin. I. Madison: Univ. Wisconsin Press, 1944. 64 p.
- Yerkes W.D.jr.** Observations on an occurrence of *Leptomitius lacteus* in Wisconsin // *Mycologia*. 1966. Vol. 58. P. 976—978.
- Yokosawa R., Kuninaga S.** Effect of light on oospore germination of *Aphanomyces euteiches* // *Ann. Phytopathol. Soc. Jap.* 1983. Vol. 49, N 1. P. 56—62.
- Zaborowska D.** Grzyby wodne z torfowiska Bocian // *Acta mycol.* 1965. T. 1. S. 31—52.
- Zeigler A.W.** A comparative study of zygote germination in the Saprolegniaceae // *Science*. 1948. Vol. 107. P. 506—507.

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ ГРИБОВ

- Achlya** Nees 8, 16, 27, 28, **29**, 30, 43, 56, 67, 75, 80, 121, 144, 148, 151—153, 155, 158, 159, 162
- abortiva Coker et Braxton 40, 46
 - — f. *normalis* Coker 47, 67
 - *acadiensis* Moore 66
 - ambisexualis Raper 30, **32**, 33
 - — var. *abjointa* Raper 32
 - — var. *gracilis* Raper 32
 - americana Humphrey 31, **33**, 34, 35, 40
 - — f. «b» Forbes 40
 - — var. *megasperma* Crooks 33
 - *androcomposita* Hamid 43, 57
 - apiculata d By. 31, 34, **35**
 - — var. *forbesiana* Cejp 35
 - — var. *prolifera* Coker et Couch. 35
 - — var. *prolifera* Forbes 35
 - *aplanes* Maurizio 56
 - *aquatica* Dagal et Thakur 40
 - *asterophora* Minden 60
 - benekei Furtado 47
 - bisexualis Coker et Couch 30, **33**, **35**
 - — var. *ambisexualis* (Raper) Milko 32, 36
 - bonariensis Berogui 67
 - brazilensis Milanez 67
 - ? — californica Harvey 67
 - caroliniana Coker 30, **36**, 37, 38
 - colorata Pringsh. 31, **37**, 38, 39, 60
 - conspicua Coker 67, 83
 - contorta Cornu 67
 - ? — cornuta Archer 64, 67
 - crenulata Ziegler 30, **38**, **39**, 40, 46
 - *curvicollis* Berogui 35
 - debaryana Humphrey 31, 35, **40**, 41, 50
 - — var. *americana* (Humphrey) Minden 33
 - — var. *intermedia* Minden 43
 - *decorata* Petersen 60
 - *diffusa* Harvey 40
 - *diffusa* Harvey ex Johnson 32, 35, **40**, 41
 - dubia Coker 32, **42**, 43, 44
 - — var. *pigmenta* Chaudhuri et Kochar 43, 57
 - *echinulata* Beroqui 60
 - *ferax* (Gruith.) Duncan 102
 - flagellata Coker 32, **43**, 45
 - — var. *yezoensis* Ito et Nagai 43, 57
 - *flexuosa* Nagai 56
 - formosana Chiou et Chang 67
 - glomerata Coker 30, 45, 46, 158
 - *gracilipes* d By. 56
 - hahneliana Cejp 63
 - heteromorpha Harvey 32
 - heterosexualis Whiffen-Barksdale 36, 67
 - ? — hoferi Harz 67
 - hypogyna Coker et Pemberton 31, 46, 48
 - — var. *mucronata* (Ziegler) Milko 47
 - *imperfecta* Coker 43
 - inflata Coker 32, 47, 48
 - *intermedia* Bail 102
 - intricata Beneke 31, 48, **49**
 - kamattii Date 67
 - ? — kashyapia Chaudhuri et Kochar 67
 - klebsiana Pieters 32, 43, **49**, 50, 51, 57
 - — var. *indica* Chaudhuri et Lotus 49, 57
 - *leucosperma* Cornu 67
 - *lignicola* Hildebrand 59
 - *megasperma* Humphrey 31, **50**, 51, 52
 - michiganensis Johnson 49, 57
 - *mucronata* Ziegler 47
 - nowikii Raciborski 67
 - oblongata d By. 32, **52**, 53
 - — var. *gigantica* Forbes 52
 - — var. *globosa* Humphrey 11, 52
 - *ocellata* Tiesenhausen 33
 - oidifera Horn 67
 - oligacantha d By. 31, **52**, 53
 - — var. *drevispina* Schkorbatov 52
 - orion Coker et Couch 31, 53, 54
 - *oryzae* Ito et Nagai 49
 - oviparvula Rogers et Beneke 30, **55**
 - pacifica Harvey 36
 - papillosa Humphrey 66
 - paradoxa Coker 32, **55**, 56
 - penetrans Duncan 67
 - *pinnulata* Harvey 66
 - polyandra Hildebr. 31, 46, 53, 56
 - *polyandra* d By. 40, 56
 - *polyandra* (Hildebrand) d By. f. *americana* (Humphrey) Petersen 33
 - prolifera Nees 29, 32, 35, 40, 50, **56**, 57, 58, 59, 102
 - *prolifera* Pringsh. 102
 - proliferoides Coker 32, 57, 58
 - *pseudoradiosa* Rogers et Beneke 60
 - racemosa Hildebr. 16, 31, 39, **59**, 60, 61
 - — f. *lignicola* (Hildebr.) Pringsh. 59

- *racemosa* Hildebr.f. *pringsheimii* Milovzova 60
- — f. *stelligera* (Cornu) Petersen 37
- — var. *lignicola* (Hildebr.) Coker 59
- — var. *maxima* (Minden) Cejp 59
- — var. *spinosa* Cornu 37
- — var. *stelligera* Cornu 37
- — — f. *maxima* Minden 59
- — — f. *polyspora* Schkorbatov 37
- — — f. *pringsheimii* Minden 37, 60
- — var. *stelligera* Minden 37
- *radiosa* Maurizio 16, 31, 60, 61
- *recurva* Cornu 31, 61, 62
- *regularis* Coker et Leitner 35
- *rodrigueziana* Wolf 31, 61, 63
- *sparrowii* Reischer 59
- *spinosa* d By. 30, 63, 64, 65
- *spiracaulis* Johnson 67
- *stellata* d By. 30, 64, 65
- — var. *multispora* Rai et Misra 64
- *subterranea* Coker et Braxton 67
- *treleaseana* (Hymphrey) Kauffman 31, 65, 66
- *tuberculata* Ziegler 39
- *turfosa* Johannes 60
- Althornia Gareth-Jones et Alderman 10
- Aphanodictyon Huneycutt ex Dick 8, 27
- *papillatum* Huneycutt ex Dick 27
- Aphanomyces d By. 8, 15, 25, 27, 28, 67, 80
- *acinetophagus* Bartsh et Wolf 80
- *americanus* (Barthsh et Wolf) Scott 80
- *amphiginus* Cutter 80
- *apophysii* Lacy 80
- *astaci* Schikora 67, 68, 69, 70
- *balboensis* Harvey 72
- *bosminae* Scott 80
- *brassica* Sing et Pavgi 80
- *cladogamus* Drechs. 68, 69, 70, 149
- *cochlioides* Drechs. 68, 69, 70
- *compostylus* Drechs. 80
- *coniger* Petersen 79
- *daphniae* Prowse 80
- *euteiches* Drechs. 68, 69, 71
- — var. *ramosum* Kotova 71
- *exoparasiticus* Coker et Couch 80
- *gordejavi* Skwortzov 79
- *helicoides* Minden 68, 72, 73
- *hydatinae* Valkanov 80
- *iridis* Ichitani et Kodama 80
- *irregulare* Scott 80
- *keratinophilus* (Ookubo et Kobayasi) Seymour et Johnson 74, 80
- *laevis* d By. 68, 72, 73, 74, 149, 158
- — f. *keratinophilus* Ookubo et Kobayasi 74
- — var. *helicoides* (Minden) Cejp 72, 74
- *magnusi* Schikora 68
- *norvegicus* Wille 80
- *ovidestruens* Gicklhorn 80
- *parasiticus* Coker 68, 73, 74
- *patersonii* Scott 80
- *phycophillus* d By. 68, 75, 76
- *pisci* Srivastava 80
- *polysporis* Milovzeva 67, 75, 76
- *raphani* Kendrick 68, 76, 77
- *scaber* d By. 68, 77, 78
- *sparrowii* Cutter 80
- *stellatus* d By. 67, 75, 78, 79
- *volgensis* Domashova 67, 78, 79
- Aphanomycopsis Scherffel 8, 25
- *bacillariacearum* Scherffel 25
- *cryptica* Canter 26
- *desmidiella* Canter 22, 25
- *peridiniella* Boltovskoy et Arambarri 26
- *punctatus* Karling 26
- *saprophyticus* Karling 26
- *sexualis* Martin 26
- Aplanes d By. 66
- *androgynus* (Archer) Hymphrey 120
- *braunii* d By. 120
- *ozeensis* Kobayasi 115
- *treleaseanus* (Humphrey) Coker 66, 120, 121
- *treleaseanus* (Humphrey) Naumova 66
- *turfosus* (Minden) Coker 115
- Aplanochytrium Bahnweg et Sparrow 10
- Aplanopsis Höhnk 8, 28, 75, 80
- *spinosa* Dick 80, 81
- *terrestris* Höhnk 80
- Apodachlya Pringsh. 9, 15, 121, 122, 125
- *brachynema* (Hildebr.) Pringsh. 122, 123, 124, 125
- — var. *major* Tiesenhausen 123, 125
- *completa* Humphrey 125
- *minima* Coker et Leitner 125
- *punctata* Minden 125
- *pyrifer* Zopf 122, 123, 124, 125
- — f. *macrosporangia* (Tiesenhausen) Sparrow 123
- — var. *macrosporangia* Tiesenhausen 123, 125
- *seriata* Lund 125
- Apodachlyella Indoh 9, 125
- *completa* (Humphrey) Indoh 121, 125
- APODYA Cornu 126
- *brachynema* (Hildebr.) Cornu 123
- *lactea* (Roth) Cornu 126
- Aqualinderella Emerson et Weston 9, 137
- *fermentas* Emerson et Weston 137
- Araiospora Thaxter 9, 127
- *coronata* Linder 130
- *pulchra* Thaxter 128, 129
- *spinosa* (Cornu) Thaxter 128, 129
- *streptandra* Kevorkian 130
- Archilegnia Apinis 95, 107
- *latvica* (Apinis) Apinis 107
- Atkinsiella Vishniac 8, 24
- *dubia* (Atkins) Vishniac 24
- *entomophaga* Martin 24
- Bicilium* Petersen 147
- *andreei* (Lagerheim) Petersen 149

- Bicricium* Sorokin 144
 ? — *lethale* Sorokin 145
 ? — *naso* Sorokin 145
 ? — *transversum* Sorokin 145
Blastulidiopsis Sigot 162
 — *chattoni* Sigot 162
Brevilegnia Coker et Couch 8, 28, 82, 83, 84
 — *bispora* Couch 83
 — *crassa* Rossi-Valderrama 83
 — *diclina* Harvey 82, 84, 86
 — *globosa* Ziegler 83
 — *gracilis* van Eek 84
 — *irregularis* Rossi-Valderrama 83
 — *linearis* Coker et Braxton 84
 — *longicaulis* Johnson 83
 — *macrospora* van Eek 84
 — *megasperma* Harvey 83, 84
 — — var. *brevicaulis* Rossy-Valderrama 83
 — *minutandra* Hohnk 83
 — *montana* (Coker et Braxton) Johnson 83
 — *parvispora* Höhnk 83
 — *subclavata* Couch 82
 — *subterranea* Sorgel 84
 — *variabilis* Indoh 83, 89
 — *unisperma* (Coker et Braxton) Coker et Braxton 82—84
 — — var. *delica* Coker et Alexander 83
 — — var. *litoralis* Coker et Braxton 83
 — — var. *montana* Coker et Braxton 83
Brevilegnia (Coker et Couch) Salvin subgen. 82
Brevilegniella Dick 8, 10, 26
 — *keratinophila* Dick 26

Calyptralegnia Coker 8, 28, 84
 — *achlyoides* (Coker et Couch) Coker 84, 86, 99
 — *ripariensis* Höhnk 85, 99
Chromophyta 7
Chrysophyta 7
Chytridiales 144
Chytridiomycetes 7
Chytridium saprolegnia Braun 155
 — *tumefaciens* Magnus 24
Cladolegnia Johannes 8, 28, 95
 — *asterospora* (d By.) Johannes 99
 — *eccentrica* (Coker) Johannes 102
 — *glomerata* (Richter) Johannes 111
 — *intermedia* (Coker et Harvey) Johannes 111
 — *itoana* (Nagai) Johannes 111
 — *stagnalis* (Tiesenhausen) Johannes 100
 — *terrestris* (Richter) Johannes 111
 — *unispora* (Coker et Couch) Johannes 116
Conferva ferax Gruith. 102
 — *lactea* Roth 126
Couchia Martin 8, 120
 — *circumplexa* Martin 120
Crypticola clavulifera Humber, Frances et Sweeney 9

Dictyuchus Leitgeb 8, 16, 27, 28, 75, 85, 89, 119, 155
 — *achlyoides* Coker et Alexander 89
 — *anomalis* Nagai 87
 — *carpophorus* Zopf 87, 89
 — *clavatus* d By. 119
 — *lucknowensis* Rai et Misra 89
 — *magnusii* Lindstedt 87
 — *missouriensis* Couch 89
 — — var. *moruzii* Toma 89
 — *monosporus* Leitgeb 85, 87, 88, 89
 — *polysporus* Lindstedt 28, 56, 87, 88
 — *pseudoachlyoides* Beneke 87
 — *pseudodictyon* Coker et Braxton 87, 89
 — *sterile* Coker 87, 89
 — *variabilis* (Indoh) Chiou et Chang 89
Diplanes Leitgeb 95
 — *saprolegnioides* Leitgeb 102
Diplophysa Schroeter 147
 — *saprolegniae* (Cornu) Schroet. 155
 — *schenkiana* (Zopf) Schroet. 156

Ectrogella Zopf 8, 10, 19, 20, 24
 — *bacillariacearum* Zopf 20
 — *besseyi* Sparrow et Ellison 24
 — *dicksonii* (Wright) Scherffel 21
 — *eunotiae* Friedmann 20
 — *curychasmoides* J. et G. Feldmann 21
 — *gomphonematis* Scherffel 21
 — *licmophorae* Scherffel 21
 — *marina* (Dangeard) J. et G. Feldmann 21
 — *monostoma* Scherffel 21, 25
 — *perforans* Petersen 21, 22
Ectrogellaceae Sparrow ex Cejp 8, 16, 18, 19, 24, 25
Entomophthoraceae Warming 9
Entomophthorales 10
Eumycota 7
Eurychasma Magnus 8, 21
 — *dicksonii* (Wright) Magnus 21, 22
 — *jiyceae* Sparrow 23
 — *sacculus* Petersen 23
Eurychasmidium Sparrow 8, 24
 — *tumefaciens* (Magnus) Sparrow 24
Eusaprolegnia Coker subgen. 95
Euthraustotheca Salvin subgen. 82

Geolegnia Coker 8, 28, 29
 — *inflata* Coker et Harvey 89, 90
 — *intermedia* Höhnk 90
 — *septisporangia* Coker et Harvey 88, 89, 90
Gonimochaete Drechs. 9
 — *horridula* Drechs. 9
 — *latitubus* Newell, Gefalu et J. W. Fell 9
 — *lignicola* Barron 9
 — *pyriforme* Barron 9

- Haliphthoraceae** Vishniac 8, 10, 16, 19, 24
Haliphthoros Vishniac 8, 24
 — *milfordensis* Vishniac 24
Hamidia Chauchuri 9
Haptoglossa Drechs. 9
 — *zoospora* Davidson et Barron 10
Hydatinophagus Valkanov 67
Hydroneuma Carus 29
Hyphochytriomycetes 7
- Isoachlya* Kauffman 8, 27, 95
 — *anisospora* (d By.) Coker et Matthews 97
 — — var. *indica* Saksena et Bhargava 97, 100
 — *eccentrica* Coker 102
 — *glommarata* Richter 111
 — *intermedia* (Coker et Harvey) Coker et Matthews 111
 — *itoana* Nagai 111
 — *monilifera* (d By.) Kauffman 114
 — *paradoxa* (Coker) Kauffman 55
 — *parasitica* (Coker) Nagai 109
 — *rhaetica* (Maurizio) Cejp 114
 — *subterranea* Dissm. 111
 — *terrestris* Richter 111
 — *toruloides* Kauffman et Coker 114
 — — var. *paucispora* Moreau 114
 — *torulosa* (d By.) Cejp 114
 — *unispora* Coker et Couch 116
- Japonochytrium** Kobayasi et Ookubo 10
Jaraia Nemeč 9
Jaraioideae Cejp 9
- Labyrinthuloides** Perkins 10
Lagena Vanterpool et Ledingham 9, 146
 — *radicicola* Vanterpool et Ledingham 146
Lagenidiaceae Schroet. 9, 16, 24, 137, 138, 146
Lagenidiales 5, 7, 9, 16, 18, 25, 137, 153
Lagenidicopsis Artemchuk 9, 138
 — *arctica* Artemchuk 139
Lagenidium Schenk 9, 138, 139, 142, 146
 — *americanum* Atkinson 140
 — *astrum* Dasgupta et R. John 144
 — *brachystomium* Scherffel 143
 — *callinectes* Couch 143
 — *caudata* Barron 144
 — *chthamalophilum* Johnson 144
 — *clavatum* Dasgupta et R. John 144
 — *closterii* de Wildeman 143
 — *coenocyticum* Dasgupta et R. John 144
 — *contortum* Dasgupta et R. John 144
 — *cyclotellae* Scherffel 143
 — *cylindriforme* Dasgupta et R. John 144
 — *destruens* Sparrow 144
 — *distylae* Karling 143
 — *enthamalophilum* Johnson 144
 — *ellipticum* de Wildeman 144
 — *enecans* Zopf 143
 — *entophytum* (Pringsh.) Zopf 140, 141
 — *entosphaericum* Dasgupta et R. John 144
 — *globosum* (Schenk) Lindstedt 145
 — *giganteum* Couch 143
 — *gracile* Zopf 143
 — *humanum* Karling 144
 — *intermedium* de Wildeman 143
 — *marchalianum* de Wildeman 143
 — *myophilum* Hatai 144
 — *netrii* Miller 144
 — *nodosum* (Dangeard) Ingold 144
 — *obovatum* Dasgupta et R. John 144
 — *oedogonii* Scherffel 143
 — *oophilum* Sparrow 143
 — *oviparasiticum* Barron 144
 — *papillosum* Cocconi 140, 142
 — *partenosporum* Karling 144
 — *podbielcowskii* Batko 144
 — *pygmaeum* Zopf 140, 141, 142
 — *pyriforme* Dasgupta et R. John 144
 — *pythii* Whiffen 139, 142
 — *rabenhorstii* Zopf 139, 140, 141, 142, 143
 — *reductum* (de Wildeman) Karling 143
 — *sacculoides* Serbinov 143
 — *scyllae* Bian, Hatai, Po et Egusa 144
 — *syncytiorum* Klebahn 144
 — *tortum* Dasgupta et R. John 144
 ? — *zopfii* de Wildeman 144
Lagenisma Drebes 9
Lagenocystis radicicola (Vanterpool et Ledingham) Copeland 146
Laptolegnia d By. 8, 26, 28, 90, 93, 155
 — *baltica* Höhnk 93
 — *caudata* d By. 91, 92
 — *chapmanii* Seymour 93
 — *eccentrica* Coker et Matthews 93
 — *marina* Atkins 93
 — *pontica* Artemchuk 91
 — *subterranea* Coker et Harvey 93
Leptolegniella Huneycutt 8, 10, 25, 26
 — *abnormis* Karling 26
 — *angulare* Karling 26
 — *exogena* Karling 26
 — *exoosporus* Kane 26
 — *exospora* Kane 26
 — *keratinophila* Huneycutt 26
 — *marina* (Atkins) Dick 26, 93
 — *piligena* Ookubo et Kobayasi 26
Leptolegniellaceae Dick 8, 10, 13, 19, 25, 26
Leptomitaceae Kützing 7, 9, 16, 121, 122
Leptomitales 5, 7, 9, 10, 16—18, 121, 135
Leptomit Agardh 9, 121, 122, 126
 — *brachynema* Hildebr. 123
 — *lacteus* (Roth) Agardh 16, 124, 126
 — — var. *nevaensis* Kokolija 126
 — *libertiae* Agardh 126
 — *piriferus* Zopf 123
 — *prolifera* (Nees) Agardh 56

Mastigomycotina 7
Mindeniella Kanouse 9, 127, 130
 — *assymetrica* Johnson 131
 — *spinospora* Kanouse 129, 130, 131
Myzocyttium Schenk 9, 137, 138, 144, 145, 146, 153
 — *anomalum* Barron 146
 ? — *anomalum* Dasgupta et R. John 146
 — *entophytum* (Pringsh.) Cornu 140
 — *globosum* (Schenk) Cornu 145
 — *glutinosporum* Barron 146
 — *humicola* Barron et Percy 146
 — *indicum* Singh 146
 — *intermedium* Barron 146
 — *irregulare* Petersen 145
 — *lenticulare* Barron 146
 — *lethale* (Sorokin) Cejp 145
 — *lineare* Cornu 145
 — *megastomum* de Wildeman 145
 — *microsporum* (Karling) Sparrow 145
 — *papillatum* Barron 146
 — *proliferum* Schenk 144
 — — var. *vermicolum* Zopf 145
 — *rotiferum* Dasgupta et R. John 146
 — *subuliforme* (Dangeard) Barron 146
 — *vermicolum* (Zopf) Fisher 144, 145
 — *zoophthorum* Sparrow 145

Naegelia Lindley 134
Naegelia Moritzi 134
Naegelia Rabenhorst 134
Naegelia Regel 134
Naegelia Reinsch 134
Naegeliella Correns 134
Naegeliella Schroet. 134
 — *reinschii* Schroet. 135
Nellymyces Batko 137
 — *megaceros* Batko 137
Nematophthora Kerry et Crump 27
 — *gynophila* Kerry et Crump 27

Olpidiopsidaceae Sparrow 9, 16, 138, 146, 162, 163

Olpidiopsis Cornu sensu Fischer 147, 159
Olpidiopsis Cornu 9, 10, 24, 142, 146, 147, 151—153, 160
 — *achlyae* McLarty 147, 148, 158
 — *andreei* (Lagerheim) Karling 147, 149
 — *aphanomycis* Cornu 148, 149, 150
 — *appendiculata* de Wildeman 158
 — *braziliensis* Sparrow 158
 — *brevispinosa* Whiffen 152, 155, 158
 — *curvispinosa* Whiffen 152
 — *decipiens* Dasgupta et R. John 158
 — *echinata* Petersen 155
 ? — *elliptica* (Schroet.) Fischer 158
 — *endogena* Karling 158
 — *feldmanii* Aleem 147, 158
 — *fibrillosa* de Wildeman 158

— *fusiformis* Cornu 147, 148, 150, 151, 152
 — — var. *oedogoniarum* Sorokin 153
 — *gillii* (de Wildeman) Friedman 158
 — *globosa* Anastasiou et Churchland 147
 — *gracile* (Butler) Karling 152, 158
 — *gracilis* (Butler) Karling 158
 — *incrassata* Cornu 148, 150, 151, 152
 — *index* Cornu 147, 148, 152
 — *indica* Srivastava 148, 150, 152
 — *karlingiae* Karling 158
 — *luxurians* Barrett 149, 158
 — *magnusii* J. et G. Feldmann 158
 — *major* Maurizio 147, 151, 152
 ? — *milleri* Jaczewski 158
 — *minor* Fischer 151
 — *myzocyttia* Rieth 158
 — *oedogoniarum* (de Wildeman) Scherffel 147, 153, 154
 — *parasitica* (Fisch) Fischer 156
 — *pythii* (Butler) Karling 147, 152, 153, 154
 — — f. sp. *brevispinosa* (Whiffen) Cejp 155
 — *ricciae* du Plessis 158
 — *saprolegniae* (Braun) Cornu 147, 148, 155, 156
 — — var. *indica* Dayal et Thakur 156
 — — var. *laevis* Coker 154, 155
 — — var. *saprolegniae* 154, 155
 — *schenkiana* Zopf 23, 24, 147, 156, 157
 ? — *sorokinei* de Wildeman 158
 — *sphaericis* Dasgupta et R. John 158
 — *sphaeritae* (Dangeard) Schroet. 161
 — *spinosa* Tokunaga 151
 — *varians* Shanor 148, 156, 157, 158
 — *verrucosa* Johnson 147, 158
 — *vexans* Barret 147, 151, 152
 ? — *uilleminae* Arnaudov 158
 — *zopfii* de Wildeman 158
Olpidium *bryopsidis* de Bruyne 165
 — *dicksonii* (Wright) Wille 21
 — *oedogoniarum* (Sorokin) de Wildeman 153
 — *sphaeritae* Dangeard 161
 — *tumefaciens* (Magnus) Wright 24
Oomycetes 10, 18
Oophyceae 7

Pantenomycota 7
Peronosporales 5, 7, 11, 18, 135
Petersenia Sparrow 9, 146, 159
 — *andreei* (Lagerheim) Sparrow 149
 — *catenophlyctidis* Sundaram 159
 — *irregulare* (Constantineanu) Sparrow 159
 — *lobata* (Petersen) Sparrow 157, 159
 — *palmariae* Meermert 159
 — *panicicola* Thirumalachar et Lacy 159
 — *pollagaster* (Petersen) Sparrow 159
 — *utriculoba* Miller 159
Phycomycota 7
Phytophthora d By. 11, 16, 135, 158
 — *cryptogaeae* Petyb. et Laff. 162

- *megasperma* Drechs. 162
- Plectospira* Drechs. 8, 120
- *dubia* Atkins 120
- *gemmifera* Drechs. 120
- *myrindra* Drechs. 120
- Pleocystidium* Fisch 147
- *parasiticum* Fisch 156
- Pleolpidium* Fischer 161
- *inflatum* Butler 162
- Pleotrachelus* Zopf sect. *Integri* Petersen 147
- *andreei* Lagerheim 149
- *ectocarpi* Jokl 149
- Pleotrachelus* Zopf sect. *Lobati* Petersen 159
- *lobatus* Petersen 159
- *tumefaciens* (Magnus) Petersen 24
- Pontisma* Petersen 9, 163
- *lagenidioides* Petersen 163, 164
- Protoachlya* Coker 8, 27, 28, 56
- *hypogyna* Shanor et Conover 56
- *paradoxa* Coker 55
- *polyspora* (Lindsted) Apinis 28, 56, 87
- *oryzae* Khulbe 56
- Protascaceae 137
- Protascus* Dangeard 137
- *subuliformis* Dangeard 137, 146
- Protoctista 7
- Pseudolpidiaceae Petersen 160
- Pseudolpidiella* Cejp 147, 160
- *devormans* (Serbinov) Cejp 160
- *gillii* (de Wildeman) Cejp 160
- *glenodiana* (Dangeard) Cejp 160
- *sphaeritae* (Dangeard) Cejp 160, 161
- Pseudolpidiopsis* Minden 147
- *achlyae* Viegas Teixeira 158
- *parasitica* (Fisch) Minden 156
- *schenkiana* (Zopf) Minden 156
- Pseudolpidium* Fischer 146, 147, 159, 160
- *aphanomycis* (Cornu) Fischer 149
- *deformans* Serbinov 160
- *fusiforme* (Cornu) Fischer 151
- *glenodinianum* (Dangeard) Fischer 160
- *incrassata* (Cornu) Fischer 151
- *pythii* Butler 153
- *saprolegniae* Fischer 155
- *sphaeritae* (Dangeard) Fischer 161
- *stellatum* Sawada 151
- Pseudosaprolegnia* Coker subgen. 95
- Pseudosphaerita* Dangeard 9, 162
- *euglenae* Dangeard 162
- *radicata* (Dangeard) Karling 162
- Pythiaceae 11, 158
- Pythiella* Couch 8, 23, 24
- *besseyi* (Sparrow et Ellison) Sparrow 23, 24
- *vernalis* Couch 23, 24
- Pythiopsis* d By. 8, 28, 93
- *cymosa* d By. 92, 93, 94, 99
- *humphreyana* Coker 93, 94
- ? — *intermedia* Chaudhuri et Banerjee 94
- *intermedia* Coker et Harvey 111
- ? — *papillata* Ookubo et Kobayasi 94
- *subcentrica* Chiou et Chang 94
- *terrestris* Chiou et Chang 94
- Pythium* Pringsh. 11, 16, 24, 80, 84, 127, 131, 139, 142, 152, 153, 158
- *aphanidermatum* (Edson) Fitzp. 152
- *entophytum* (Pringsh.) Zopf 140
- *globosum* (Schenk) Schenk 145
- *intermedium* d By. 159, 162
- *proliferum* (Schenk) Schenk 144
- *torulosum* Ciker et Patterson 158
- Rhipidiaceae Sparrow 9, 15, 121, 127, 137
- Reticularia* Dangeard 139
- Rhipidium* Bernhardii 131
- Rhipidium* Wallroth 131
- Rhipidium* Cornu 9, 127, 131
- *americanum* Thaxter 131, 133
- *continuum* Cornu 132
- *elongatum* Cornu 135
- *europaeum* Minden 132
- — f. *attenuata* Kanouse 132
- — var. *compactum* Forbes 132
- — var. *interruptum* Minden 132
- *interruptum* Cornu 131
- — f. *attenuata* (Kanouse) Coker 132
- *partenosporum* Kanouse 134
- *spinosum* Cornu 128
- *thaxteri* Minden 134
- Rhizophyidium dicksonii* Wright 21
- *ramosum* Serbinov 142
- Rozella* Cornu 161
- *septigena* Cornu sensu Fischer 161
- *simulans* Fischer 165
- Rozellopsis* Karling ex Cejp 9, 146, 161
- *fischeri* Cejp 161, 165
- *inflata* (Butler) Karling 161, 162
- — f. sp. *waterhousei* (Karling) Cejp 162
- *septigena* (Cornu sensu Fischer) Karling 165
- *simulans* (Fischer) Karling 162, 165
- *waterhousei* Karling 162
- Saprolegnia* Nees 8, 27, 28, 56, 75, 95, 151, 152, 155, 159, 162
- *androgyna* Archer 117
- *anisospora* d By. 96, 97, 98
- *asterophora* d By. 96, 98, 99
- *asterophora* d By. sensu Dick p. p. 99
- *australis* Elliot 116
- *bernardensis* Harvey 103
- *blelhamensis* (Dick) Milko 96, 98, 99
- *bodanica* Maurizio 102
- *candida* Kützing 117
- *capitulifera* Braun 117
- *corcagiensis* Hartog 126
- *crustosa* Maurizio 102
- — var. I Maurizio 100
- — var. II Maurizio 100

- — var. *III Maurizio* 100
- — var. *crustosa* Cejp 100
- — var. *punctulata* Cejp 100
- *crustosa* Maurizio var. *similis* Cejp 100
- ? — *curvata* Minden 117
- *debaryi* Walz 117
- *delica* Coker 100, 102
- *diclina* Humphrey 96, 97, 100, 101, 102
- — var. *diclina* 102
- — var. *minima* Cejp 100, 102
- — var. *numerosa* Cejp 100, 102
- *dioica* d By. 100, 102
- *dioica* Pringsh. 100, 102
- — var. *racemosa* De-La-Rue 102
- *dioica* Schroet. 100, 102
- *divisa* Pringsh. 117
- *eccentrica* (Coker) Seymour 96, 99, 101, 102
- *elongata* Massee 117
- *esocina* Maurizio 102
- *exigua* Murgoci 117
- *ferax* (Gruith.) Thuret 95, 96, 101, 102, 103, 104, 155
- — var. *esocina* (Maurizio) Cejp 103
- — var. *hypogyna* Pringsh. 106
- — var. *lapponica* (Gaeumann) Cejp 103
- *floccosa* Maurizio 102
- *furcata* Maurizio 96, 104, 105, 106
- *glomerata* (Tiesenhausen) Lund 116
- *heterandra* Maurizio 102
- *hypogyna* (Pringsh.) d By. 96, 105, 106
- — var. I—V Maurizio 106
- — var. *coregoni* Maurizio 106
- *intermedia* Maurizio 106, 111
- *invaderis* Davis et Lazar 103
- *kauffmaniana* Pieters 100
- *lactea* (Roth) Braun 126
- *lapponica* Gaeumann 102
- *latvica* Apinis 96, 106, 107, 108
- *libertiae* (Agardh) Kützing 126
- *litoralis* Coker 96, 107, 108
- *luxurians* (Bhargava et Srivastava) Seymour 111, 116
- *megasperma* Coker 96, 105, 109
- *minor* Kützing 117
- *mixta* d By. 102, 104
- — var. *asplundii* Gaeumann 102
- *molluscorum* Nees 117
- *monilifera* d By. 114
- *monoica* Pringsh. 102—104, 106, 155
- — var. *acidamica* Suzuki 103
- — var. *lapponica* (Gaeumann) Cejp 103
- — var. *montana* d By. 102
- ? — — var. *ocellata* Schkhorbatov 117
- ? — — var. *tortipes* Schkhorbatov 106, 117
- — var. *turfosa* Minden 115
- — var. *vexans* Pieters 102
- *mucophaga* Smith 117
- *papillosa* (Humphrey) Apinis 117
- *paradoxa* Maurizio 102, 115
- *paradoxa* Petersen 102, 115
- *parasitica* Coker 96, 109, 110
- — var. *kochhari* Chaudhuri et Kochhar 109
- *philomukes* Smith 117
- *prolifera* (Nees) Braun 56
- *pseudocrustosa* Lund 100
- *quisquiliarum* Roumeguere 117
- *retorta* Horn 104
- *rhaetica* Maurizio 114
- *richterii* Richter ex Seymour 96, 110, 111
- *schachtii* Frank 117
- *semidioica* Petersen 102
- *shikotsuensis* Hatai, Egusa et Awakura 116
- *siliquaeformis* Reinsch 117
- *spiralis* Cornu 117
- *stagnalis* Tiesenhausen 100
- *subeccentrica* (Dick) Milko 116
- *subterranea* (Dissmann) Seumour 96, 111, 116
- *terrestris* Cookson 112
- *terrestris* Cookson ex Seymour 97, 112, 113, 114
- *thureti* d By. 102, 103
- *tokugawana* Emoto 103
- *torulosa* d By. 96, 113, 114
- *treleaseana* Humphrey 66
- *turfosa* (Minden) Gaeumann 17, 96, 113, 115
- *uliginosa* Johannes 96, 113, 115
- *inuspura* (Coker et Couch) Seymour 96, 112, 116
- *variabilis* Minden 114
- — var. *charkoviensis* Schkhorbatov 107, 117
- *xylophila* Kützing 117
- Saprolegniaceae Kützing ex Warming 8—11, 13, 19, 25, 27, 120, 158
- Saprolegniales 5, 7—11, 13, 16, 18, 25, 135
- Sapromyces Fritsch 9, 121, 127, 134
- *androgynus* Thaxter 134, 136
- *dubius* Fritsch 135
- *elongatus* (Cornu) Coker 134, 135, 136
- *indicus* Jyengar, Ramakrishnan et Subramanian 137
- *reinschii* (Schroeter) Fritsch 135, 137
- Schizochytrium Goldstein et Belsky 10
- *aggregatum* Goldstein 10
- Scoliolegnia Dick 8, 28, 116
- *asterophora* (d By.) Dick 90
- *blelhamensis* Dick 99
- *centrica* Khulbe 116
- *subeccentrica* Dick 116
- Sirolpidiaceae Petersen 9, 138, 162, 165
- Sirolpidium Petersen 9, 163, 165
- *bryopsidis* (de Bruyne) Petersen 164, 165
- *lagenidioides* (Petersen) Karling 163
- *zoophthorum* Vishniac 165
- Skirgiellopsis Batko 165
- *fischeri* (Cejp) Batko 165
- *simulans* (Fischer) Batko 165
- Sommerstorffia Arnaudov 8, 28, 117
- *spinosa* Arnaudov 117, 118

Synchaetophagus Apstein 9, 24

— balticus Apstein 24

Thraustochytriaceae Sparrow 10

Thraustochytriales Sparrow 10

Thraustochytrium Sparrow 10

— aggregatum Ulken 10

— arudimentale Artemchuk 10

— globosum Kobayasi et Ookubo 10

— visurgense Ulken 10

Thraustotheca Humphrey 8, 28, 43, 82, 119

— achlyoides Coker et Couch 84

— clavata (d By.) Humphrey 118, 119, 120

— irregularis Coker et Ward 120

— primoachlya Coker et Couch 120

— unisperma Coker et Braxton 83, 84

Ulkenia Gaertner 10

Vaucheriophyta 7

Zoophagus insidians Sommerstorff 162

Zygomycetes 7

ОГЛАВЛЕНИЕ

	Стр.
Предисловие	5
Сокращения географических названий, принятые при указании распространения видов	6
Список сокращений фамилий авторов, указанных при таксонах	6
Объем и таксономия порядков <i>Saprolegniales</i> , <i>Leptomitales</i> , <i>Lagenidiales</i>	7
Морфологические особенности	10
Экологические особенности	16
Методика сбора и культивирования водных оомицетов	17
Класс <i>Oomycetes</i>	18
Порядок <i>Saprolegniales</i>	18
Семейство <i>Ectrogellaceae</i>	19
Семейство <i>Haliphthoraceae</i>	24
Семейство <i>Leptolegniellaceae</i>	25
Семейство <i>Saprolegniaceae</i>	27
Порядок <i>Leptomitales</i>	121
Семейство <i>Leptomitaceae</i>	122
Семейство <i>Rhipidiaceae</i>	127
Порядок <i>Lagenidiales</i>	137
Семейство <i>Lagenidiaceae</i>	138
Семейство <i>Olpidiopsidaceae</i>	146
Семейство <i>Sirolpidiaceae</i>	162
Литература	166
Указатель латинских названий оомицетов	177

Научное издание

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬ ГРИБОВ РОССИИ

Класс ООМИЦЕТЫ

Вып.1

Кира Анатольевна Пыстина

**Порядки САПРОЛЕГНИЕВЫЕ, ЛЕПТОМИТОВЫЕ,
ЛАГЕНИДИЕВЫЕ**

Утверждено к печати

Ботаническим институтом им.В.Л.Комарова

Российской академии наук

Редактор Л.В. Дроздовская

Художник Ю.П.Амбросов

Технический редактор О.В.Иванова

Корректоры Э.Г. Рабинович и Е.В. Шестакова

ИБ 100

ЛР № 020297 от 27.11.91. Сдано в набор 08.10.93 г.

Подписано к печати 19.08.94. Формат 60 × 90 1/16

Бумага офсетная. Гарнитура таймс. Печать офсетная.

Усл.печ.л. 12. Усл.изд.л. 13.3. Тираж 500 экз.

Тип.зак. № 3165. С 838.

**Санкт-Петербургская издательская фирма РАН
199034, г.Санкт-Петербург, Менделеевская линия, 1**

**Санкт-Петербургская типография №1 РАН
199034, г.Санкт-Петербург, 9-я линия, 12**